UNIVERSITÉ DE PARIS VI
FACULTÉ DE MÉDECINE PITIÉ-SALPÉTRIÈRE

N° 177

Année 1975

THESE

N°

pour le

DOCTORAT EN MEDECINE

(Diplôme d'Etat)

par

Jacques MALLECOURT

Interne des Hôpitaux de Paris

Né le 18 Octobre 1943 à Saint-Etienne (Loire)

présentée et soutenue publiquement le 1975

Etude électrophysiologique des projections somesthésiques et visuelles sur le cortex du rat

Etude réalisée chez le rat adulte normal,
chez le rat aveugle par énucléation à la naissance et chez le rat nouveau-né

Président de thèse : Monsieur le Professeur J. SCHERRER

UNIVERSITÉ DE PARIS VI
FACULTÉ DE MÉDECINE PITIÉ-SALPÉTRIÈRE

Année 1975

THESE

N°

pour le

DOCTORAT EN MEDECINE

(Diplôme d'Etat)

par

Jacques MALLECOURT

Interne des Hôpitaux de Paris

Né le 18 Octobre 1943 à Saint-Etienne (Loire)

présentée et soutenue publiquement le 1975

Etude électrophysiologique des projections somesthésiques et visuelles sur le cortex du rat

Etude réalisée chez le rat adulte normal,
chez le rat aveugle par énucléation à la naissance et chez le rat nouveau-né

Président de thèse : Monsieur le Professeur J. SCHERRER

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Je dédie ce travail

A ma Femme,

A mes filles Catherine et Marjolaine,

A mes Parents,

A mes Beaux-Parents,

A ma Famille,

A Jacques STAGNARA,

A mes Amis,

En témoignage d'Amour et d'Affection.

A notre Maître

Monsieur Le Professeur Jean SCHERRER,

Professeur à la Faculté de Médecine de Paris

Directeur du Centre de Recherches Neurophysiologiques

à l' Hôpital de la Salpétrière.

qui nous a confié ce travail et guidé
dans son élaboration,
il a été pour nous un modèle de rigueur
scientifique.
Qu'il trouve ici l'expression de notre
profonde gratitude et veuille bien recevoir
nos hommages respectueux.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548908_0035

A Monsieur Le Docteur Roger VERLEY,
Maître de Conférences Agrégé,

qui nous a introduit à la neurophysiologie,
a orienté et suivi toutes les phases de ce
travail, en nous aidant avec une amicale
patience.
En témoignage de gratitude et de fidèle sympathie

A nos Maîtres d' Externat

Monsieur Le Professeur P.F. GIRARD

Monsieur Le Professeur R. MALLET-GUY

Monsieur Le Professeur M. PLANCHU

Monsieur Le Professeur J. THIVOLET

Monsieur Le Professeur P. MICHAUD

Monsieur Le Docteur J. BERARD

Monsieur Le Docteur F. GEREST

A nos Maîtres d' Internat

Monsieur Le Doyen P. CASTAIGNE

Monsieur Le Professeur F. LHERMITTE

Monsieur Le Professeur J. LAPRESLE

Monsieur Le Professeur D. LAPLANE

Monsieur Le Professeur A. BUGE

Monsieur Le Professeur R. HOUDART

Monsieur Le Professeur J. TALAIRACH

Monsieur Le Professeur J.A. LIEVRE

Que nous remercions de leur enseignement.

A Madame G. BOUARD et à l'ensemble des personnes du Laboratoire de Physiologie,

Madame DAVID,

Messieurs FEUER,

- AUGAY
- BARDON
- CHASTENET
- DECANTE
- TEILHAC

Qu'ils trouvent ici l'expression de mes remerciements.

P L A N

I. TECHNIQUE EXPERIMENTALE p. 3

II. RESULTATS

A. Activités évoquées somesthésiques p. 12

B. Activités évoquées visuelles p. 44

C. Activités évoquées somesthésiques et privation visuelle p. 52

D. Ontogenèse des activités évoquées somesthésiques p. 56

III. DISCUSSION

A. Etudes électrophysiologiques

1°-Etude électrophysiologique de SI et SII p. 68

2°-Etude électrophysiologique des aires visuelles p. 76

B. Etudes anatomiques p. 85

C. Les aires corticales associatives p. 88

D. La représentation corticale des vibrisses p. 94

IV. BIBLIOGRAPHIE

" Dans un système organisé, qu'il soit vivant ou non, ce sont les échanges, non seulement de matière et d'énergie, mais aussi d'information qui unissent les éléments. "

Fr. JACOB

- INTRODUCTION -

L'étude que nous avons faite porte sur le rat adulte, soit normal, soit aveuglé dès la naissance par énucléation d'un ou des deux yeux ainsi que sur des rats en développement.

Le but de cette étude était de préciser sur le cortex cérébral les références adultes normales en vue d'une étude du développement proprement dit et des modifications possibles de ce développement par des modifications expérimentales entrant dans le cadre de ce qu' il est convenu d'appeler actuellement plasticité du système nerveux .
nous voulions en particulier savoir si une aire visuelle d'animal énucléé dès la naissance était ou non, fonctionnellement réhabitée par une autre modalité sensorielle.

Ces problèmes et cette espèce animale ont été l'objet d'études antérieures à nous, mais néanmoins peu nombreuses.Cela nous obligeait en tout état de cause de fonder sur nos propres documents notre propre conviction. Les travaux auxquels nous nous réferons sont essentiellement dans le cadre de l' électrophysiologie corticale du rat ceux de WOOLSEY et LE MESURIER(1948) , WOOLSEY(1952), LIBOUBAN et OSWALDO-CRUZ(1958), LIBOUBAN(1964), WELKER (1970et 1972), HALL et LINDHOLM (1973) et WELKER ET WOOLSEY (1974) pour la somesthésie, ceux de MARES et VITOSA (1972) et de MONTERO (1973) pour les projections visuelles, BONAVENTURE et KARLI (1968) pour les privations visuelles qui avaient été etudiées par ces auteurs sur la souris; enfin dans l'étude de l'ontogenèse du rat, ROSE (1968) SALAS et SHAPIRO (1970) , THAIRU (1971) , MALLECOURT et coll. (1974) .

Ceci nous donne le plan suivant :

A. Etude des projections somesthésiques sur le cortex des rats normaux adultes.

B. Etude des projections visuelles normales.

C. Etude des projections somesthésiques chez l'animal énucléé.

D. Ontogenèse des projections somesthésiques.

I- - TECHNIQUE EXPERIMENTALE -

A. Matériel

Les activités somesthésiques et (ou) visuelles ont été étudiées sur 81 rats Albinos Scherman.

1° - 49 rats adultes mâles de 2 à 3 mois, pesant de 195 à 320g avec une moyenne de 284g, dont le poids moyen de l'encéphale était de 1,912g

2° - 12 rats adultes, énucléés dès les premiers jours post-nataux (entre le premier et le troisième jour) et étudiés entre le 2° et le 3° mois.

3° - 20 ratons des deux sexes, engendrés et nés dans je laboratoire, âgés de 1 à 15 jours, le jour I étant celui de la naissance. Afin de réduire au maximum la dispersion assez marquée dans cette population pour un âge donné, nous avons utilisé deux moyens classiques : le nombre des individus est réduit à 8 dès la mise bas dans chacune des portées ; le choix des animaux soumis à expérience s'est porté sur les individus dont l'aspect, le comportement extérieur, la taille, le poids corporel étaient les plus proches de la moyenne de la portée. En fin d'expérience, les encéphales sont pesés.

B. Préparation de l'animal

Les rats sont soumis à une anesthésie générale relativement peu profonde par voie intra-péritonéale : Pentobarbital sodique, 15-20 mg/Kg, dose éventuellement répétée en cours d'expérimentation et complétée d'une anesthésie locale : Xylocaïne à 0,5% effectuée aux lieux d'intervention et aux points de contention. L'animal est anesthésié, trachéotomisé puis curarisé (triiodoéthylate de gallamine ou flaxédil 20 mg/Kg et alors ventilé artificiellement au moyen d'une pompe Palmer au rythme fixe de 22 cycles/mn et à volume réglable.

L'animal est placé dans un appareil de stéréotaxie (Précision Cinématographique Française) où il est maintenu dans des conditions stéréotaxiques par l'extrémité mousse de deux barres d'oreilles

et l'appui du maxillaire supérieur en arriére des incisives.
L'état biologique constant de l'animal est contrôlé par l'enregistrement continu de l'électrocardiogramme et de la température rectale (prise à l'aide d'une sonde thermocouple). Il peut être au besoin réchauffé par un chauffage externe.

C. Abord de la zone corticale étudiée

Après la fixation de la tête de l'animal, le crâne est dégagé par l'excision d'une calotte de peau, le crâne est dégagé , la distance lambda bregma est mesurée pour chaque sujet. Afin de préserver au maximum l'intégrité du cortex, très sensible aux traumatismes , la crâniotomie a été réalisée soigneusement au moyen d'une pince gouge , technique qui nous a paru être moins traumatisante que l'utilisation d'un trépan. Une petite pastille d'os pariétal est ainsi enlevée en débordant si besoin sur les os adjacents. La dure-mère est incisée et enlevée partiellement avec précaution sous contrôle d'une loupe (grossissement×16) afin de prévenir la lésion des vaisseaux pie-mériens et corticaux sous-jacents.
Le cortex n'étant que partiellement protégé de la déssication par la dure-mère, il est immédiatement recouvert d'un gel d' Agar-agar à 4% préparé avec une solution de Krebs-Ringer tamponnée et maintenue à une température physiologique.

D. Les stimulations

Les stimulations somesthésiques sont appliquées par l'intermédiaire de deux fines aiguilles d'acier par un stimulateur Grass SD 5, permettant l'obtention de chocs électriques brefs (0,2 m sec) à des intensités et des fréquences variables.
Un montage nous permet de stimuler au choix les nrefs sous-orbitaires homo et contro- latéraux qui proviennent essentiellement des lèvres supérieures, zones où reposent les vibrisses les plus longues, les nerfs du plexusbrachial homo et contro latéral ainsi que le nerf sciatique contro latéral.
Les stimulations visuelles sont réalisées par des éclairs achromatiques d'une durée de 10 msec, délivrés par un flash dont le fonctionnement

silencieux est déclenché par un choc électrique bref (0,4 m/sec, 60v).La lampe du flash est placée à 30 cm environ de l'oeil atropinisé, sous un angle de 45° par rapport à l'axe de la tête. Seules les réponses controlatérales ont été étudiées.

E. Recueil et enregistrement

a) Les potentiels évoqués corticaux sont recueillis selon la technique de CALVET et coll. (1964) par un couple transcortical d'électrodes formées de deux fils d'argent de 100 µ de diamètre émaillés sauf à leur extrémité chlorurée, l'écart inter électrodes étant de 1800 µ. Le couple était placé dans le cortex de façon que l'une des électrodes soit située à sa surface tandis que l'autre est située à la limite inférieure de celui-ci.
On enregistre ainsi la différence de potentiel entre les électrodes du couple, en prenant l'électrode profonde comme référence.

Par convention , une déflexion vers le bas correspond à une positivation de la surface du cortex par rapport à la profondeur.

Les cartographies que nous désirions pratiquer étant rendues difficiles par l'absence de repères corticaux chez cet animal lissencéphale, un quadrillage régulier a été pratiqué de millimètre en millimètre en prenant le bregma comme point de repère. Nos résultats sont donc toujours présentés selon deux axes de coordonnées : d'une part, la distance par rapport au plan frontal passant par le bregma et d'autre part la distance par rapport au plan médian. Ces distances sont mesurées au moyen de micro-manipulateurs gradués en centaines de microns.

b) Les activités unitaires sont recueillies en technique extra cellulaire au moyen de micro-électrodes de verre NASTUK et HODGKIN (1950).
Les micro-électrodes sont étirées à partir de tubes de pyrex (caractéristiques physico chimiques du CORNING 7740) de 2mm de diamètre extérieur sur une étireuse HEINZ-ALBRECHT verticale, elles sont remplies avec une solution de chlorure de sodium 1,0 molaire, présentent un diamètre à la pointe inférieur à 5microns et une impédance comprise entre 5et 10 Mohms

c) Le matériel d'enregistrement. Un court fil d'argent chloruré relie la micro-électrode à un amplificateur Grass P 16, comprenant une cathode follower de haute impédance d'entrée (10^9 ohms)servant lui-même d'entrée d'une part à un haut parleur, d'autre part à un scope techtronix 561 A. qui sert de répétiteur à un scope sur lequel est adaptée une caméra NIHON-KOHDEN qui permet de filmer

les activités recueillies soit en traces séparées, soit en superposition de traces (DAWSON 1954), soit sur spot en utilisant des vitesses de déroulement variables. Les activités ainsi recueillies ont une amplification de 1000 par l'amplificateur Grass P 16 , une bande passante de 15000 Hertz et un bruit de fond inférieur à 5 microvolts.

d) détermination de la profondeur des activités unitaires . La dure - mère ayant été enlevée, les descentes sont effectuées avec un micro manipulateur mécanique de la " Précision Cinématographique " permettant une lecture directe du déplacement de la pointe de la micro électrode avec une précision théorique de 5 microns. Les descentes sont effectuées perpendiculairement à la sutface du cortex. Le niveau zéro est déterminé par la disparition du secteur et l'apparition d'un bruit de fond tant sur l'oscilloscope que sur le haut parleur. Descentes et remontées sont effectuées très lentement afin de réduire au minimum les déplacements du cortex par entrainement. Lors de la remontée le point zéro de sortie, défini par la réapparition du secteur, permet de vérifier l'exactitude des profondeurs. Cette technique a permis à AXELRAD (1973) une précision pratique de l'ordre de 50 microns.

Avant de présenter les résultats obtenus, nous devons insister sur deux points essentiels :

- l'intensité des chocs électriques utilisés
- l'intérêt du type de dérivation choisi: la transcorticale

1°/ Le type de stimulation utilisée : la stimulation de nerf.

" le stimulus électrique est validé en expérimentation non seulement par une longue expérience mais aussi par la cohérence des théories électro-ioniques de l'influx nerveux " (VERLEY et coll. 1969).

Ce type de stimulation qui a été utilisé par de nombreux auteurs a permis la description des aires primaires SI et SII ainsi qu'une troisième aire primaire, l'aire SIA. (WOOLSEY, CHANG et BARD, 1947; ALBE-FESSARD, 1957).

a) Nous nous sommes attachés à ne jamais dépasser une certaine intensité de stimulation. En effet, nous ne pouvons affirmer chez un animal que nous ne stimulons pas des fibres de type III ou Aδ (douleur aigue) ou des fibres C (douleur diffuse), (LANDEAU et BISHOP 1953). Ce type de stimulation pourrait lever les "inhibitions latérales" décrites par MOUNTCASTLE (1957): Un neurone cortical peut être inhibé par un contact tactile léger autour de son champ récepteur périphérique. Ces inhibitions ont un rôle évident dans la différenciation.

MOL CASTLE a aussi montré que ces inhibitions n'apparaissent que sous anesthésie légère, (ce qui est notre cas); chez le chat, dans les conditions d'anesthésie profonde ou moyenne qui sont celles de la prospection habituelle, les inhibitions disparaissent.

b) Pour s'assurer que ces stimulations pour les voltages utilisés ne mettaient pas en jeu les récepteurs de la douleur, les aiguilles utilisées sur les sous-orbitaires du rat ont été implantées au niveau du 1er espace interosseux de l'expérimentateur qui a pu constater qu'un choc de 0,2 msec était perçu à un seuil de 3,5 V et ne devenait réellement désagréable qu'au-dessus de 10 volts.

2°/ Intérêt de la Transcorticale (T.C)

Depuis les travaux de BREMER (1949) on admet que l'activité électro encéphalographique peut être attribuée essentiellement à l'activité de dipoles radiaires : générateurs situés dans le cortex et orientés perpendiculairement à sa surface. Il existe ainsi une direction privilégiée pour recueillir ces phénomènes électriques.

La technique de dérivation transcorticale (TC) permet de recueillir les variations de potentiel de l'activité E.E.Gentre deux électrodes fines plaçées dans le même alignement, l'une étant située à la surface du cortex, l'autre à sa face profonde, l'axe de ces électrodes étant perpendiculaires à la surface du cortex. Cette orientation permet de recueillir parfaitement l'activité des dipoles radiaires. Ce type de dérivation a été largement utilisé par le laboratoire de neurophysiologie de la Salpêtrière depuis les premiers travaux de CALVET et coll. (1960) dans l'étude de fonctionnement de générateurs corticaux; cette technique s'apparente à celles d'autres auteurs tels BISCHOF et CLARE (1952-1953), LI et coll.(1956)

L'intérêt essentiel de cette technique est de permettre l'étude de l'activité électrique d'une structure corticale donnée, ce montage éliminant les activités transmises par diffusion, celles-ci,étant en phase, s'annulent sous les deux électrodes.

L'enregistrement monopolaire ne permet pas la localisation précise d'une activité électrique. En effet, d'une part la référence n'est jamais parfaitement muette et d'autre part l'électrode dite active voit une surface corticale supérieure à sa surface de contact. Elle est ainsi susceptible de capter l'activité d'un générateur situé à distance de l'électrode d'enregistrement même si l'amplitude de cette activité dérivée au niveau du générateur reste modérée.

CALVET et coll. (1960), HIRSCH et COLL. (1961), CALVET (1962) peuvent ainsi affirmer que la dérivation TC reflète l'activité réelle de l'écorce cérébrale.

Elle permet en outre de localiser le niveau cortical où prend naissance une activité électrique. Cette technique a permis à CALVET et coll. (1961), CALVET et coll. (1964) de démontrer qu'il existe des relations étroites entre les activités E.E.G ainsi enregistrées et les activités élémentaires.

Après avoir montré que les décharges cellulaires de l'écorce cérébrale coïncident avec les ondes cérébrales positives de la surface (CALVET et SCHERRER 1961), l'utilisation simultanée de dérivation transcorticales totales et dedérivations transcorticales partielles,contigûes aux précédentes, n'enregistrant ainsi qu'une partie de l'épaisseur du cortex,a permis une étude stratigraphique du cortex qui a individualisé trois types de générateurs corticaux responsables de l'activité électrocorticale spontanée.

- Le générateur A localisé aux dendrites apicales, mis en jeu lors des fuseaux négatifs en surface.

- Le générateur B, somatique, lors des fuseaux positifs en surface et dans certaines ondes lentes de même signe.

- Le générateur C, somatodendritique, lors des ondes lentes négatives en surface.

La mise en jeu du générateur B correspod à une augmentation des décharges cellulaires, celle du générateur C correspond à la diminution de celles-ci.

En plus de la précision de l'étude topographique des phénomènes électriques et de leur corrélation avec les activités cellulaires, la TC permet aussi de détecter des activités non décelées par une monopolaire surface, de préciser la polarité de certains phénomènes susceptibles d'être inversés ou distordus par une électrode monopolaire surface (FOURMENT et coll. 1965, JAMI et Coll. 1965.)

Parmi les facteurs invoqués pour expliquer les divergences et la distorsion entre les résultats des divers modes d'enregistrement, JAMI et coll. (1968) ont insisté sur le rôle de l'incurvation de la surface du gyrus enregistré.

Enfin, détail non négligeable, l'artefact de stimulation est d'amplitude beaucoup plus faible lors du recueil en TC .

Si les avantages de cette technique sont précieux pour ce travail, essentiellement en éliminant au maximum toute diffusion passive des phénomènes électriques dans la portion restreinte du cortex étudié,

elle impose cependant :

- l'incision de la dure-mère
- le choix d'un point avasculaire et
- elle limite, du fait du traumatisme qu'elle entraine, le nombre de points susceptibles d'être étudiés sur un seul animal.

Les cartographies que nous avons réalisées, bien que limitées en surface, ont nécessité de nombreux animaux, les cartes ne seront donc pas parfaitement homogènes, bien que le choix des animaux et les conditions d'anesthésie aient été aussi voisins que possible.

II - RESULTATS -

A. ACTIVITES EVOQUEES SOMESTHESIQUES

I° POTENTIELS EVOQUES SOMESTHESIQUES

a) Potentiels évoqués somesthésiques obtenus par stimulation controlatérale de la face

Ayant constaté, lors de l'utilisation d'électrodes monopolaires placées à la surface du cortex, qu'il était possible de recueillir des potentiels évoqués somesthésiques (P.E.S.) sur toute la surface corticale étudiée, soient les deux-tiers postérieurs de la surface dorsolatérale de l'hémisphère controlatéral à la stimulation, nous avons fait une cartographie en utilisant une électrode transcorticale (T.C.), espérant ainsi limiter au maximum les phénomènes de diffusion.

Avec cette technique, des P.E S ont encore pu être recueillis sur toute la surface explorée. La cartographie (Fig.I) a nécessité l'utilisation de 16 animaux adultes. Afin d'obtenir une image plus nette, les P.E.S représentés ont été reproduits sous forme de traces uniques à partir de superpositions de trois traces superposées.

Cette cartographie nous permet de constater :

1°/ Que les P.E.S sont de grande amplitude, pouvant dépasser 500 µV dans un foyer situé à 5-6mm de la ligne médiane et à 1-2 mm en avant du bregma.

La zone entourant ce foyer peut être considérée comme somatotopiquement focale.

En effet, les P.E.S présentent

- un seuil bas entre 0,6 et 1,3 V
- une polarité positive puis négative, Le P.E.S est souvent précédé d'une onde habituellement négative, parfois positive négative, de très faible amplitude, inférieure à 20 µ V.

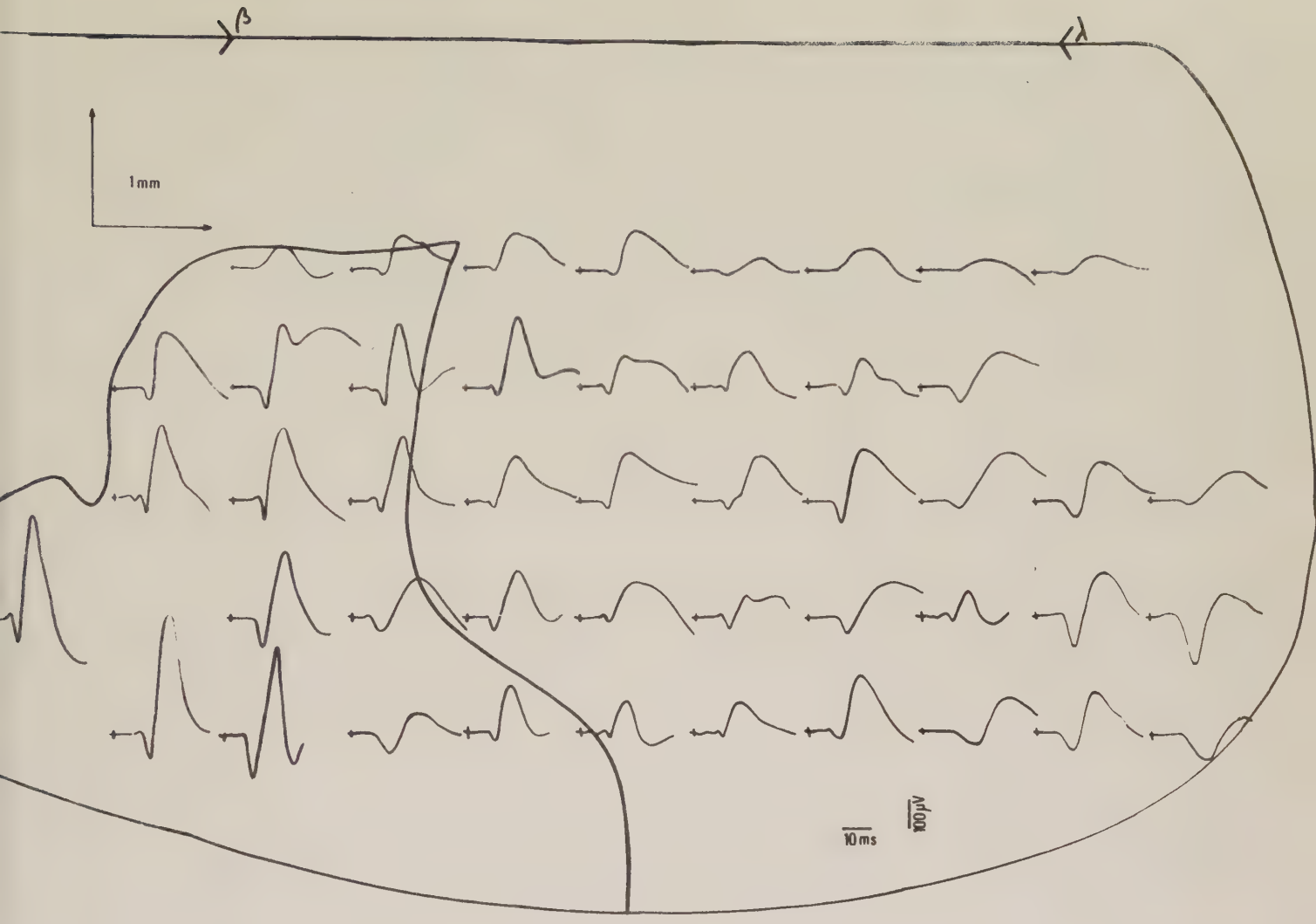


Fig.1. Potentiels évoqués par stimulation du nerf sous-orbitraire controlatéral, recueillis en transcorticale, sur les 2/3 postérieurs de la face dorsale de l'hémisphère cérébral du rat. Anesthésie légère (Nembutal 20 mg/kg.). Noter la grande étendue des réponses quidébordent les limites des aires 1,2 et 3 de KRIEG, représentées par un trait fin. Chacune des traces représente la moyenne de 3 traces recueillies sur un même animal ou sur des animaux différents, en des points distants d' un mm, sur des lignes parallèles à la lignes médiane, la plus proche étant à 2 mm de celle-ci. β =bregma, λ=lamda. Une déflexion vers le bas indique une positivité par rapport à l' électrode de référence.

- la latence la plus courte de 4,4 à 7 msec la mesure étant faite entre l' artefact de stimulation et le début de l' onde positive. Les latences ont souvent paru plus courtes lorsque les P.E. étaient recueillis en monopolaire surface. Cette constatation peut être attribuée au fait que l' accident très précoce qui précède l' onde positive et dont la latence est de 3 à 4 msec peut lors de ce dernier type de recueil apparaitre au niveau de la phase descendante de l' onde positive et y dessiner un petit crochetage sans qu' il existe un retour à la ligne de base; la latence du début de l' onde positive apparait ainsi plus courte mais l' on mesure alors la latence de l' accident précoce.

Ces P.E sont peu fatigables et gardent une amplitude constante pour une stimulation double de celle du seuil lorsqu'elle est répétée au rythme de 10 cycles /sec.

Le trait fin représenté sur la cartographie correspond aux limites dessinées par KRIEG pour les aires 3, 1 et 2. Ces potentiels évoqués de grande amplitude peuvent être ainsi localisés dans la partie antérieure de l'aire 2 de KRIEG.

2° / Les réponses évoquées, loin de se limiter à ce foyer s'étendent sur une grande surface corticale qui atteint presque le pôle occipital, elles sont recueillies ici jusqu'à 8mm en arrière du plan passant par le bregma.

Elles conservent une forme biphasique positive-négative. Là encore, elles sont souvent immédiatement précédées d'une onde positive de faible amplitude. On remarque que la durée de l'onde positive est souvent plus longue qu'au niveau du foyer où les latences étaient les plus courtes, ce qui est d'autant plus net que l'on s'éloigne de ce foyer.

Leur amplitude globale est moindre que dans les régions antérieures, habituellement supérieure à 100 μ V, elle atteint parfois 300 μ V. Leurs latences mesurées en chaque point sur une moyenne de 3 à 15 potentiels varient de 7,2 à 9,6 msec.

3° / Un allongement des latences peut être constaté :

a) lorsqu'on se rapproche de la ligne médiane, l'électrode est alors placée dans la région somesthésique où se projettent électivement les afférences provenant des membres supérieurs et inférieurs, les latences augmentent alors jusqu'à 8 msec.

b) En arriére du bregma, les latences sont déjà plus longues, cependant (tableau) elles varient fort peu de 1 à 3 mm en arrière du plan du bregma, zone qui correspond à l'aire 3 et 2 de KRIEG.

c) Au contraire, lorsque la transcorticale se rapproche millimètre par millimètre du pôle occipital, les temps de latence augmentent progressivement au-delà de 4 mm en arrière du bregma. Ceci est très net sur le tableau ci-dessous où figurent les moyennes de latence mesurées sur plusieurs animaux sur une latérale située à 5 mm de la ligne médiane et parallèle à celle-ci.

mm en arrière du bregma	0	1	2	3	4	5	6	7	8
moyenne des latences	8	7,5	7,6	7,4	8,2	8,6	8,9	9,7	9,6

Une augmentation progressive des latences, semblable à celle-ci, est constatée sur les latérales parallèles situées à 4 et à 6 mm de la ligne médiane.

4° / Pour ces points postérieurs, les seuils de l'intensité de stimulation sont un peu plus élevés mais sont loin de correspondre à des stimulations excessives (ils sont par contre plus élevés sur la ligne située à 2 mm de la ligne médiane atteignant 5 volts; sur cette ligne, les P.E. sont très peu amples et le plus souvent de polarité uniquement négative).

5° / Ces potentiels postérieurs sont fatigables, aussi leur amplitude se maintient constante que si la fréquence de stimulation ne dépasse un choc toutes les deux à 5 secondes pour une stimulation double du seuil. La fatigabilité est apparue moins grande de 0 à 4 mm en arrière du bregma qu'au niveau du pôle occipital. Ainsi l'épreuve de fatigabilité permet là encore de distinguer la zone postérieure extrême (de 4 à 8 mm en arrière du bregma) de la zone postérieure intermédiaire (de 0 à 4 mm en arrière du bregma).

Ainsi, l' étude des P.E.S. par stimulation du nerf sous-orbitraire controlatéral nous permet de distinguer trois régions:

- la première que nous appelons "focale" (située à 5 et 6 mm de la ligne médiane et à 1 à 2 mm en avant du bregma),

- la seconde que nous appelons "intermédiaire", (de 3 à 6 mm de la ligne médiane et de 0 à 3,4 mm en arriére du bregma),

- la troisième que nous appelons "postérieure" au niveau de laquelle la latence des P.E. et leur fatigabilité augmente tandis que leur amplitude diminue.

b) Potentiels évoqués somesthésiques obtenus par stimulation homolatérale de la face.

Alors que les stimulations controlatérales de la face permettent d'opposer, nettement, différentes régions, les stimulations homolatérales des nerfs sous-orbitaires donnent des réponses beaucoup plus homogènes sur toute la surface du cortex étudiée.

Lors des stimulations homolatérales la cause d'erreur essentielle était d'enregistrer au lieu d'un P.E.S. homolatéral, un potentiel controlatéral par diffusion de la stimulation ,ce, bien que les électrodes de stimulations soient toujours distantes de plus de un cm. Aussi les stimulations ont-elles toujours été d'intensité aussi faible que possible et nous avons rejeté des résultats ,toutes les réponses qui étaient semblables en latence aux réponses obtenues lors de la stimulation controlatérale.

1° / Latences.

Les réponses aux stimulations contro et homolatérales sont de latence différente au seuil de stimulation. Les latences des réponses homolatérales sont les plus longues.

2° / Seuils.

Dans les conditions de stimulation proche du seuil, le P.E.S. de face homolatéral apparait pour des seuils bas, habituellement entre I et 3 volts. Non exceptionnellement, en un point donné (hors du foyer focal précedemment décrit pour la face controlatérale), les seuils des stimulations homolatérales ont été trouvés inférieurs aux seuils des stimulations controlatérales.

3° / Polarités.

Les polarités sont habituellement biphasiques, positive-négative, l'onde positive est d'amplitude variable selon les différents points étudiés, sans qu'il soit possible de proposer une systématisation. Sa durée est toujours plus longue que celle des P.E.S.controlatéraux, son installation est progressive ce qui gêne les mesures précises de durée. A la différence du P.E.S. controlatéral, le potentiel homolatéral n'est jamais précédé d'une onde négative de faible amplitude. L'amplitude globale du P.E.S. est habituellement sur toute l'aire étudiée (sauf à 2 mm de la ligne médiane) comprise entre 150 et 250 μ V

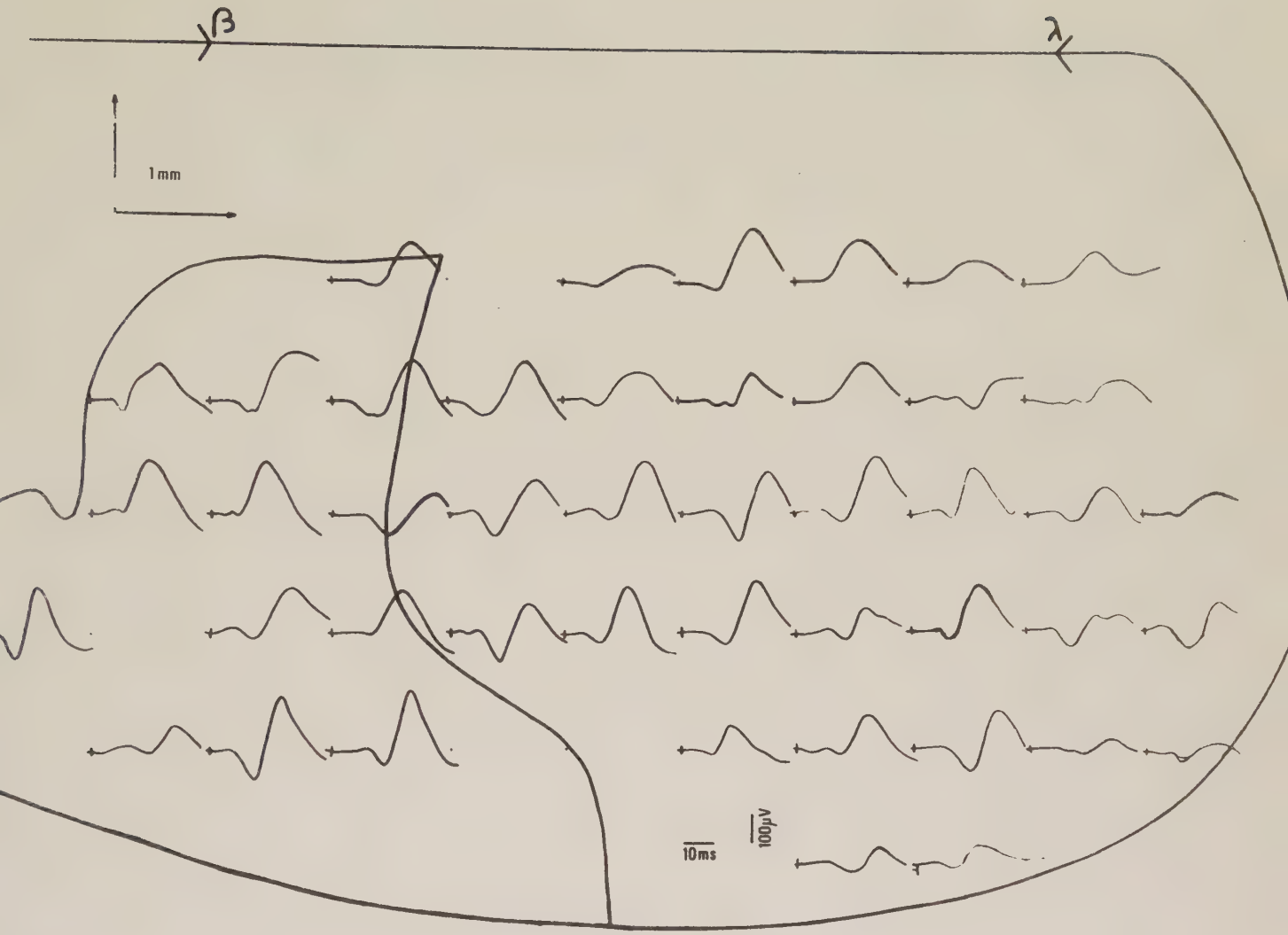


Fig.2. Potentiels évoqués par stimulation du nerf sous-orbitraire homolatéral. Conditions techniques identiques à celles de la figure1; noter la grande étendue des réponses, et surtout leur homogénéité sur la surface corticale étudiée.

4° / Foyers.

Les mesures des latences du début du P.E. apparaissent relativement variables sur toute l'aire étudiée, elles sont comprises entre 8 et 13 msec.. Seule, l'étude des moyennes des latences permet de distinguer deux zones : la première s'étendant jusqu'à 3 mm en arrière du bregma où les moyennes de latence sont comprises entre 8 et 10,5 msec.

la seconde, plus postérieure où elles vont de 10,5 à 13,2 msec.

5° / Ces potentiels évoqués sont " fatigables."

L'amplitude décroit rapidement si les stimulations dépassent la fréquence de 15 à 30 stimulations par minute. Cette fatigabilité est identique sur toute la zone étudiée si l'on élimine la ligne située à 2mm de la ligne médiane où la fatigabilité est encore plus grande.

C) P.E.S par stimulation de la patte antérieure controlatérale.

Ces potentiels évoqués par la stimulation du plexus brachial (fig. 3) ne sont de grande amplitude qu'au niveau d'une zone étroite,située 1 à 2 mm en avant du bregma et à 3 et 4 mm de la ligne médiane . Cette amplitude est particulièrement importante pour l'onde positive initiale, celle-ci peut atteindre 200 µV.

A ce niveau les seuils sont bas, de 2,5 à 5 volts, les latences de 6 à 8 msec. les P.E. sont peu fatigables.

Fait notable les P.E. ne se limitent pas à cette région mais s'étendent loin en arrière sur le pôle occipital jusqu'à 8 mm en arrière du bregma à 4 et 5 mm de la ligne médiane.

Au niveau de cette large surface postérieure,les seuils sont plus élevés: 5 à 8 volts,dépassant exceptionnellement 10 volts.

Les polarités sont encore positive-négative, l'onde positive n'ayant qu'une faible amplitude. L'amplitude globale du P.E. n'est que de 100 µ. Les latences sont longues de l'ordre de 8 à 10 msec. jusqu'à 5 mm en arrière du bregma; elles atteignent 12 et 13 msec lorsque les électrodes sont situées à 6 mm où plus en arrière du bregma.

Hors de la zone focale et d'une petite couronne de 1 à2 mm de diamètre autour d'elle, la fatigabilité est importante si les stimulations restent d'intensité modérée.

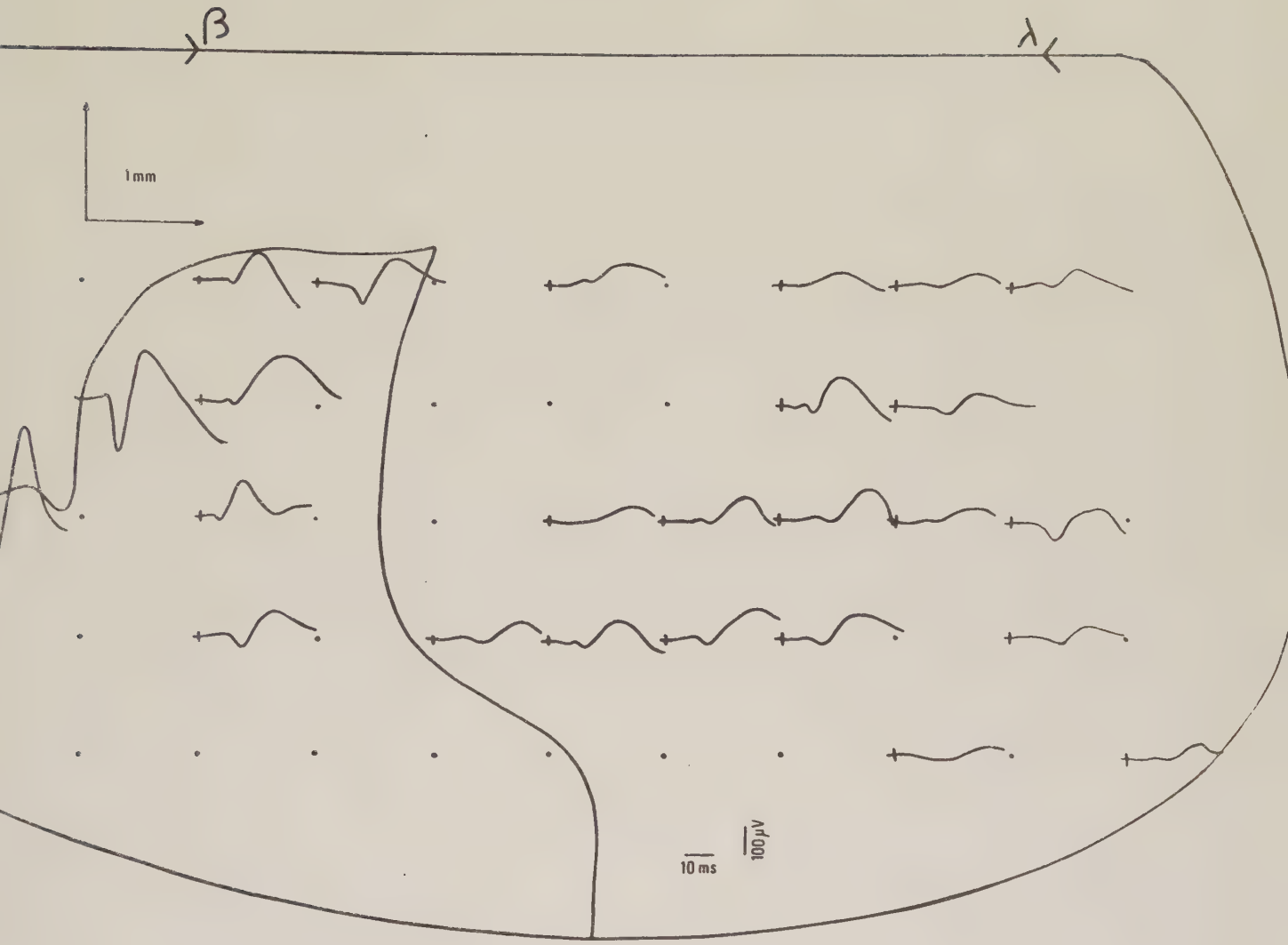


Fig.3. Potentiels évoqués par stimulation du plexus brachial controlatéral. Mêmes conditions techniques que dans la figure 1.Les réponses ne se limitent pas à l' aire spécifique, leirs amplitudes ne sont pas négligeables au niveau du lobe occipital.

d) P.E.S par stimulation de la patte antérieure homolatérale

Les potentiels évoqués par stimulation du plexus brachial homolatéral (cf. fig. 4) ne présentent une amplitude notable que dans une zone étroite identique à celle qui apparaissait focale pour le membre supérieur controlatéral soit à 3-4 mm de la zone médiane et à 1 - 2 mm en avant du bregma. Là, les potentiels évoqués homolatéraux n'ont qu'une amplitude de 150 µ, des latences de 8 à 8,8 msec , et sont relativement fatigables.

Ailleurs les potentiels évoqués de très faible amplitude peuvent être recueillis, leurs latences sont en moyenne de 15 msec., de polarités presque uniquement négatives , ils sont très fatigables.

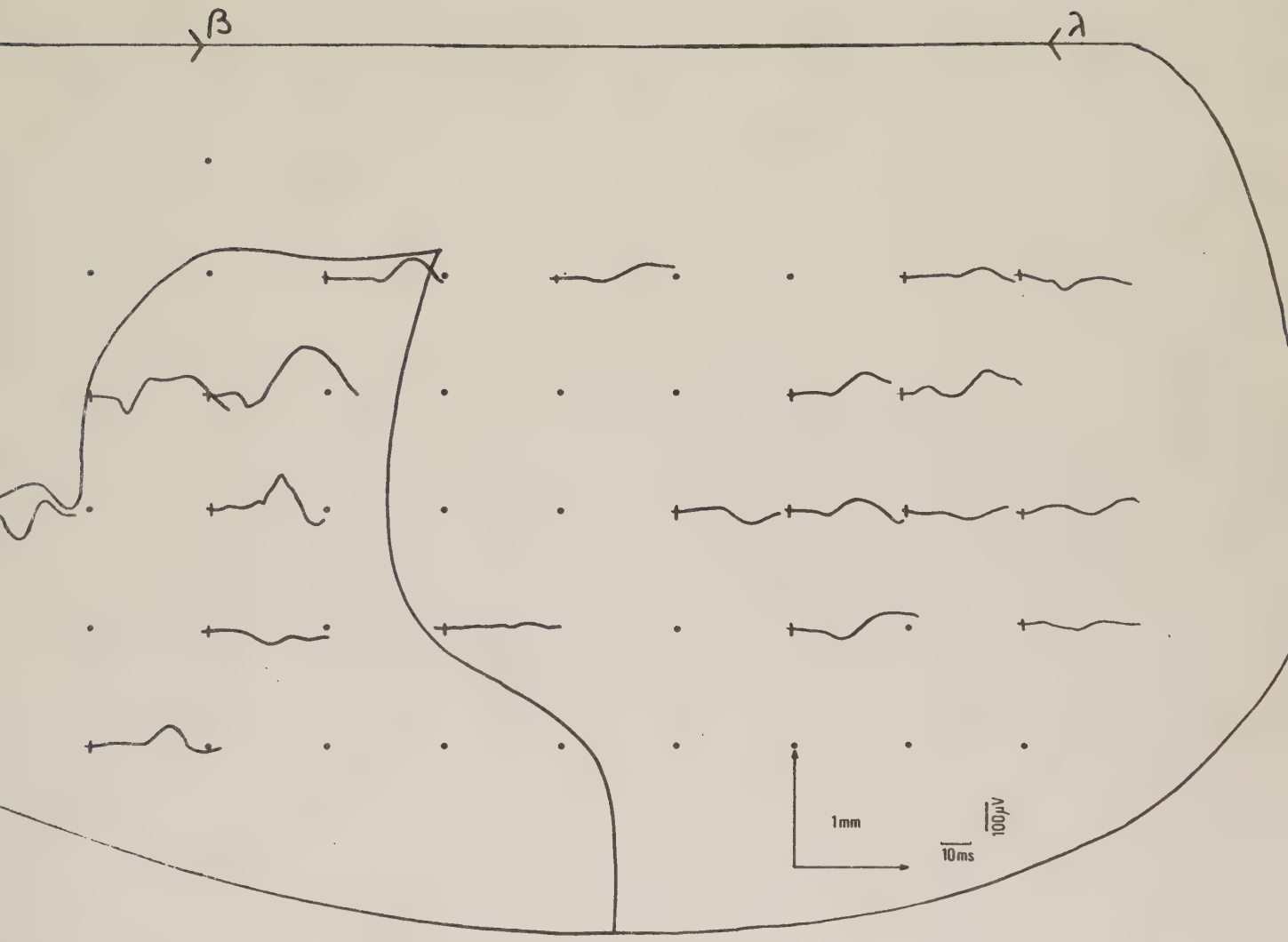


Fig.4. Potentiels évoqués par stimulation du plexus brachial homolatéral. Conditions techniques identiques aux figures précédentes.

e) P.E.S par stimulation de la patte postérieure contro-latérale.

Ils ne sont recueillis avec une grande amplitude supérieure à 200 µV, que dans une zone étroite située dans le plan du bregma, et 1 mm en arrière à 2 et 3 mm de la ligne médiane (fig.5), cette zone correspond à l'extrémité interne de l'aire 3 de KRIEG. Là , les polarités sont positives -négatives, le seuil est bas (5 à 8 volts)les latences les plus courtes (10 m /sec) la fatigabilité peu importante. Ailleurs des P.E. peuvent encore être obtenus mais, non somatotopiques, leur seuil est plus élevé et leur fatigabilité est plus grande. Cependant leur latence s'accroit peu, restant de 10 à 15 msec.

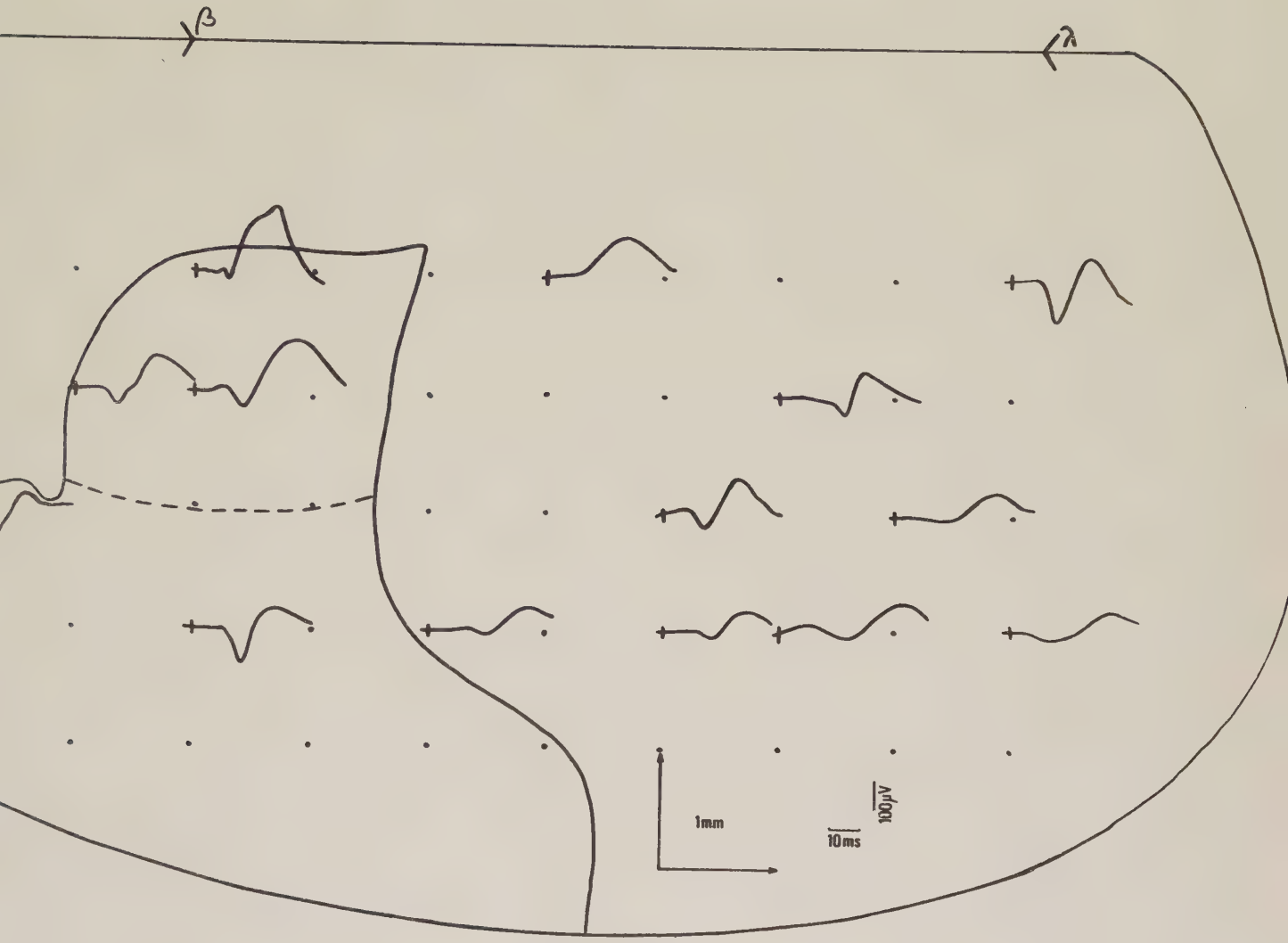


Fig.5. Potentiels évoqués par la stimulation du nerf sciatique controlatéral. Conditions techniques identiques à celles des figures précédentes. Le trait fin limite les aires 3 - 1 -2 de KRIEG, le trait interrompu 1' aire 3 de KRIEG.

II° ACTIVITES UNITAIRES

a) Stimulations controlatérales de la face

L'étude précédente a été poursuivie avec des microélectrodes dans le même territoire du cortex et utilisant le même quadrillage millimètrique, partant de 3 mm en avant, jusqu'à 8 mm en arrière du bregma, et de 2 à 6 mm de la ligne médiane.

143 activités cellulaires dont la fréquence des spikes étaient manifestement modifiée par les stimulations du nerf sous-orbitaire controlatéral , ont été filmées.

Nous avons mesuré sur les films la latence du premier spike. Ces mesures nous ont permis de déterminer soit la moyenne des latences du premier spike pour une activité donnée, soit dans d'autres cas, la durée d'inhibition.

Les résultats ont été représentés sous forme d'histogramme.

Selon leur comportement en fonction des stimulations, nous avons pu distinguer différents types d'activités cellulaires, qui regroupent la plupart des unités recueillies.

1° / Les excitations

- Un premier type d'activité (dont la fig. 6 a donné un exemple) est constitué par des spikes dont la latence est très précoce (de 5 à 8 msec, exceptionnellement 4 msec) tous battent avec des latences très voisines et une dispersion très faible.

Il constitue un groupe très homogène dont la répartition des latences permet de distinguer deux territoires :

. Les latences les plus courtes, comprises essentiellement entre 5 et 6 m / sec. ont été recueillies dans une zone située entre 0 et 3 mm en arrière du bregma, et de 3 à 6 mm de la ligne médiane.

. Plus en arrière, de 4 à 8 mm en arrière du bregma, et de 3 à 5 mm de la ligne médiane, ce type d'activité présente une latence plus longue de 7 à 8 m/se

Ces activités sont assez largement dispersées dans l'épaisseur du cortex, à partir de 400 u. Leur profondeur moyenne est de 1075 u, 43% se situent entre 900 et 1200 u.

Lorsque ce type d'activité est recueilli , nous avons toujours retrouvé au même point, soit à la même profondeur, soit à une profondeur différente, un second type d'activité.

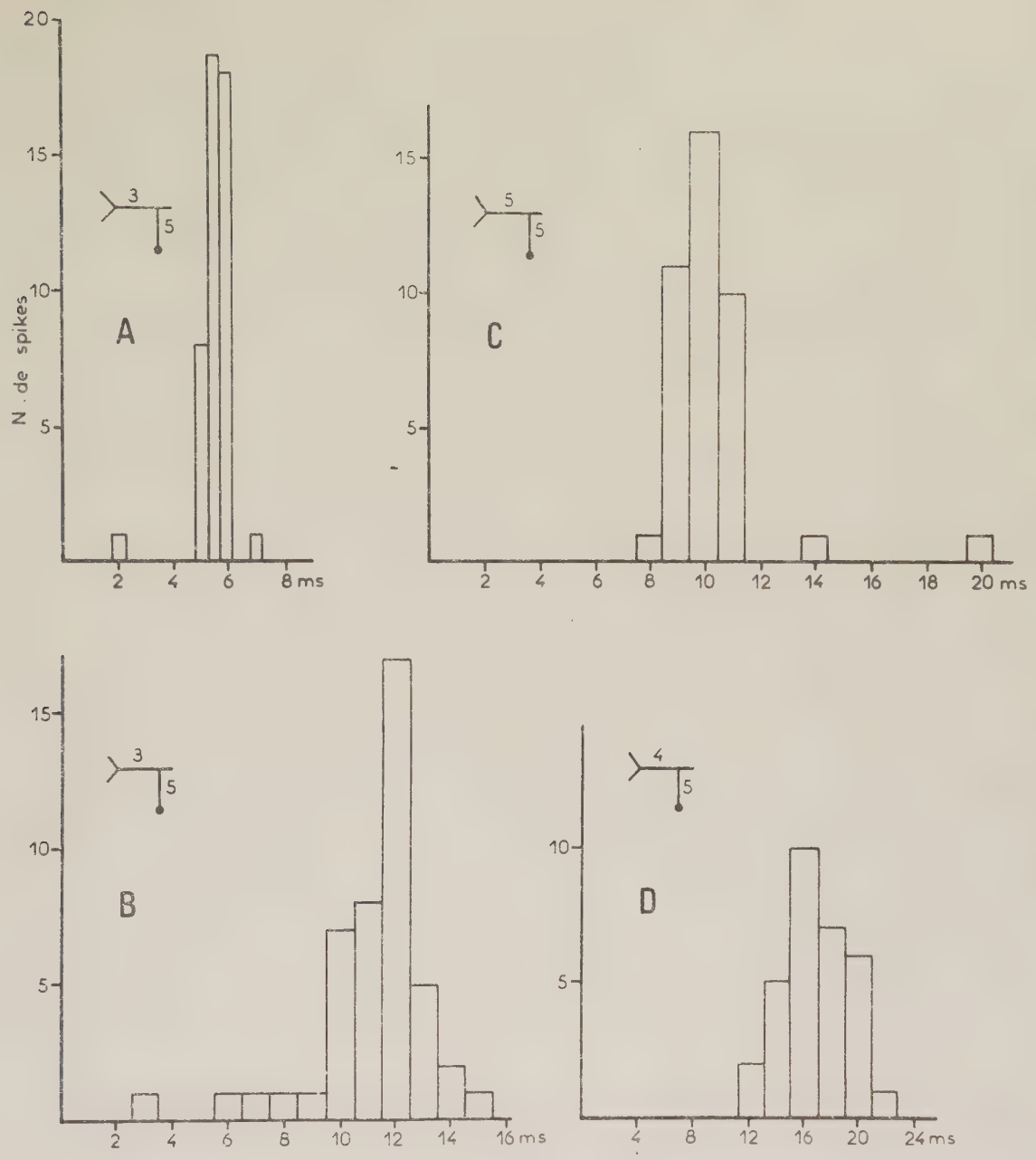


Fig.6. Histogrammes des latences des premiers spikes provoqués par les stimulations du nerf sous-orbitraire controlatéral en différents points:

- A: point situé à 5mm de la ligne médiane, 3mm en arrière du bregma, profondeur de l' activité enregistrée: 900µ. Les latences sont mesurées sur 47 stimulations, pour un intervalle de temps de 0,5 m sec. Noter la faible dispersion des réponses et leur latence précoce.

- B: une autre activité au même point, chez le même animal, à une profondeur de 500µ, mesures sur 45 stimulations, intervalle de temps 1 m sec.

- C: activiyé située à 5mm de la ligne médiane,et 5mm en arrière du bregma, profondeur 1100µ, 40 stimulations, intervalle de temps 1 m sec.

- D: activité située à 5mm de la ligne médiane, et 4mm en arrière du bregma. Profondeur 900µ, 30 stimulations, intervalle de temps 2 m sec. Cette unité était également provoquée par la stimulation de la face homolatérale, des pattes antérieures homo et controlatérales. Noter le plus grand étalement de la réponse, et la latence plus longue que pour les activités précédentes.

Tous ces enregistrements sont réalisés en extracellulaire.

- Le second type d'activité (fig. 6 B,C et D) est celui qui est le plus fréquemment rencontré. Il est constitué par des spikes de plus grande amplitude dont la latence du premier spike a un pic de fréquence plus tardif. Les histogrammes montrent que les latences sont moins homogènes.

Pour 118 unités de ce type, recueillies sur toute la surface du cortex étudié, la moyenne des latences est de 13,3 msec. Les plus précoces sont de 7 à 8 msec, les plus tardives de 18 msec, rarement 20 à 25 msec.

La répartition des latences semble relativement homogène sur toute la surface corticale étudiée et, en un même point, les spikes présentent des moyennes de décharge très variées. Ainsi, par exemple, au point situé 2 mm en arrière du bregma, et à 4 mm de la ligne médiane, les moyennes des latences sont pour chacune des unités recueillies :8, 9, 12, 12; 12, 12, 13, 14, 14, 16, 20 et 24 msec

Cependant la moyenne de latence change d'une région à l'autre.

- Les moyennes des latences les plus courtes (11,8 msec) se trouvent dans une zone située de part et d'autre du plan passant par le bregma, (3 mm en avant et 3 mm en arrière), aux latéralités 4 , 5 et 6 mm.

- Par contre, au niveau du lobe occipital(à partir de 4 mm en arrière du bregma), aux latéralités comprises entre 3 et 6 mm, les latences apparaissent en moyenne plus longues,(14,6 msec)

- Une augmentation progressive de la moyenne des latences apparait aussi lorsque l'on se rapproche de la ligne médiane dans le plan du bregma où les latences sont les plus courtes. Ainsi, lorsque l'on va de la latéralité + 6 mm à la latéralité + 2 mm dans le plan passant par le bregma, les moyennes des latences sont successivement :9,4 - 11- 17 et 16,5 msec.

En somme, lorsque le point de recueil des activités cellulaires s'éloigne de la zone somatotopiquement focale, pour la face, les latences des activités cellulaires augmentent progressivement. Ces latences semblent s'accroitre de façon plus importante lorsque l'électrode est située dans les aires de projection des membres que lorsqu'elle se trouve dans le cortex occipital. Les moyennes des latences sont ainsi semblables dans l'aire de projection de la patte antérieure controlatérale et dans le cortex occipital.

Ce second type d'activité cellulaire a pu être localisé à une profondeur moyenne de 1104 μ, elle est sensiblement identique dans la zone somatotopiquement focale (1130 μ)et dans le cortex occipital (1060 μ). Les deux- tiers de ces activités ont été recueillies entre 900 et 1200 μ quelle que soit la topographie de recueil. Dans la zone somatotopique focale, 65% des activités sont recueillies entre 900 et 1200 μ. Dans la zone occipitale, 63% sont recueillies aux mêmes profondeurs.

2° / Les inhibitions

Deux types de réponses peuvent être différenciées.

- Certaines activités (fig. 7) dont l'activité spontanée est rapide présentent un arrêt de leur décharge pendant 20 à 30 msec, puis semblent reprendre leur rythme de décharge précédent. Cependant lorsque ces activités sont représentées sur un histogramme, on constate que cette période d'arrêt de la décharge est immédiatement précédée et surtout suivie d'une augmentation de leur fréquence de décharge. Le rythme de base n'apparait qu'après une ou plusieurs suspensions de décharges, cette activité prend ainsi un aspect rythmique.

Des activités de ce type ont été recueillies sur toute la surface corticale étudiée, mais le petit nombre que nous avons observé ne nous permet pas de préciser s'il y a des zones préférentielles.

- Un type différent de ces " suspensionsde décharge " est caractérisé par une durée de suspension beaucoup plus prolongée dans le temps : 150 à 250 msec. (fig. 8). Cet arrêt de décharge est parfois précédé d'une activation cellulaire de courte durée, cette dernière de latence courte (10 à 14 msec)

Fréquemment, nous avons constaté que l' amplitude du spike le plus précoce était différente, presque toujours de plus petite taille, ce qui évoquait une origine cellulaire différente.

Après une longue période d' inhibition, ces unités déchargent de façon rythmique, à un rythme voisin de 10 cycles par seconde.

Ce dernier type d' activité semble uniformément réparti sur toute la surface corticale étudiée. Sa profondeur moyenne est de 1160 μ.

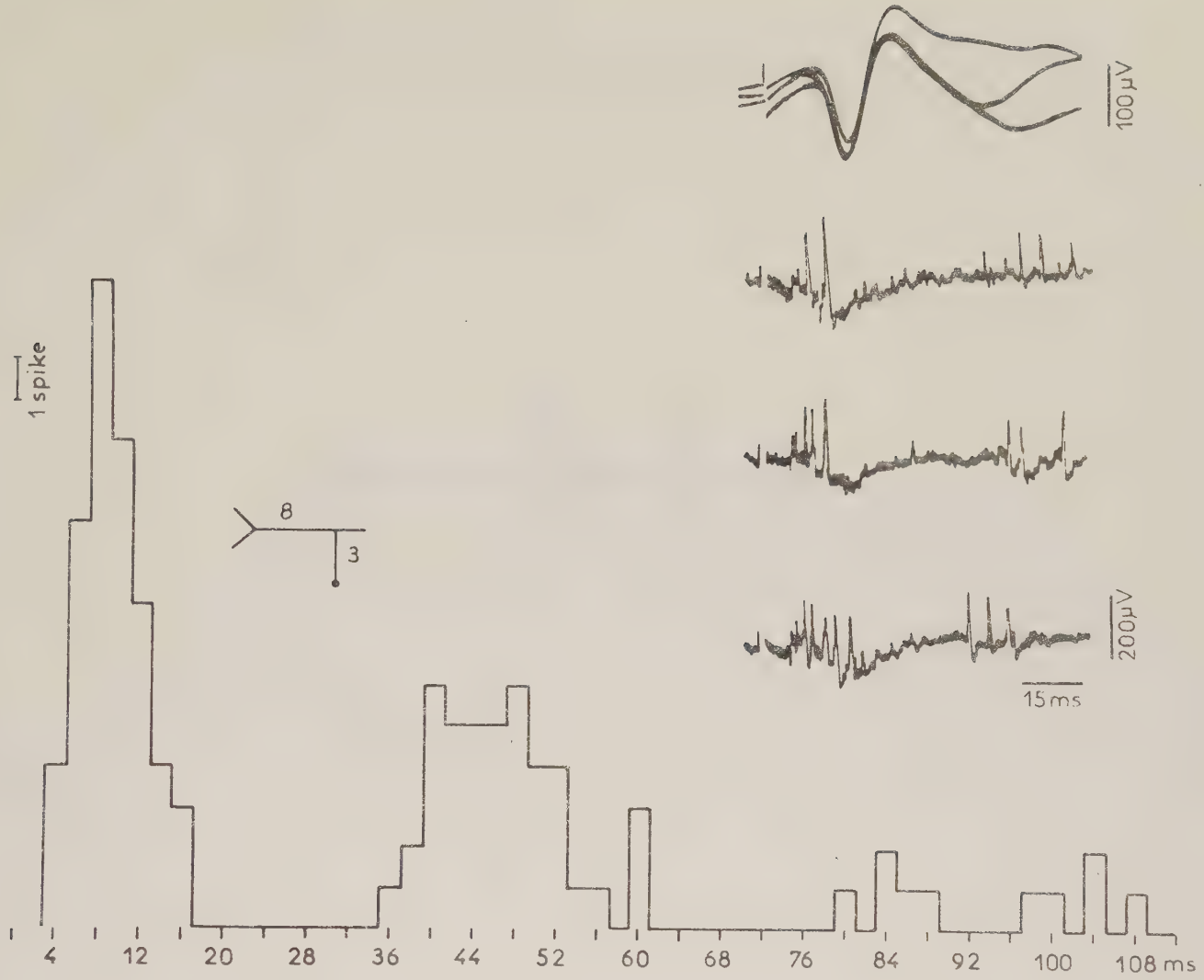


Fig. 7. Deux d'exemples d'activité cellulaire paraissant " inhibée " pendant 20 à 30 msec. par les stimulations de la face controlatérale.
- En haut, et à droite, traces séparées d'une activité située 6 mm en arrière du bregma et à 4 mm de la ligne médiane, à une profondeur de 1200 µ. Trace supérieure potentiel évoqué recueilli ultérieurement au même point en monopolaire surface.
- En bas, Histogramme d'une activité située 8 mm en arrière du bregma, et à 3 mm de la ligne médiane, profondeur 1050 µ. Mesure des latences de chacun des spikes pour un intervalle de temps de 2 msec; sur 12 stimulations. Ce type de représentation montre que cette " inhibition " est précédée et suivie d'une excitation. Cette activité était également activée par les stimulations de la face homolatéeale et des pattes antérieures homo et controlatérales.

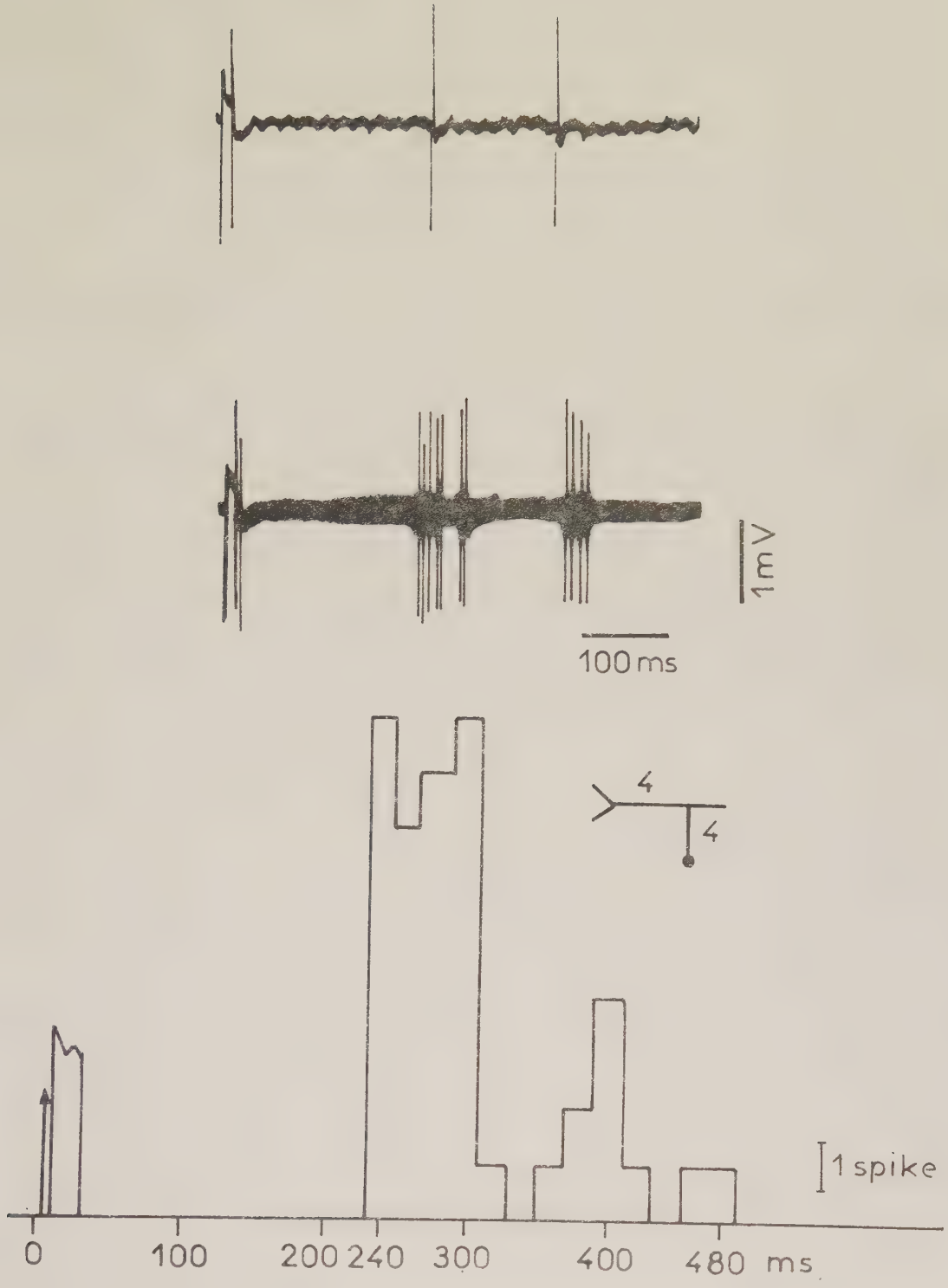


Fig.8.Inhibition de longue durée d'une activité cellulaire spontanée par les stimulations de la face controlatérale.Activité située 4 mm en arrière du bregma et à 4 mm de la ligne médiane;profondeur 950 µ.De haut en bas,trace séparée, superposition de 7 traces, histogramme représentant la latence de chacun des spikes pour un intervalle de temps de 20 m sec. sur32 passages.

3°/ Corrélation de ces différents types d'activités cellulaires avec les potentiels évoqués.

La comparaison entre les latences de ces différents types d'activités cellulaires et des phases successives des P.E. permet plusieurs constations :

- Les unités provoquées de façon très précoce sont synchrones avec l'onde de faible amplitude (habituellement de polarité négative) qui précède immédiatement le P.E. Il s'agit ainsi très vraisemblablement dans l'aire spécifique de l'activité des fibres thalamo-corticales.

- Le second type d'activité dont les valeurs sont plus dispersées, a des latences plus longues (fig. 9). Ce type présente dans sa majorité un pic de décharge synchrone soit avec le pic positif du P.E. soit plus fréquemment avec sa phase ascendante. Quelques unes, moins nombreuses, de latence plus tardive, ont un pic de décharge qui correspond à la phase négative du P.E.

Situées essentiellement entre 800 et 1200 u(probablement dans la couche IV) ces unités pourraient correspondre aux cellules corticales activées par les afférences thalamo-corticales

- Le troisième type d'activité (inhibition de courte durée fig. 7) apparait habituellement simultané avec l'onde négative surface.

- Quant au dernier type de comportement son activité rythmique correspond à la post-décharge dont il épouse la fréquence.

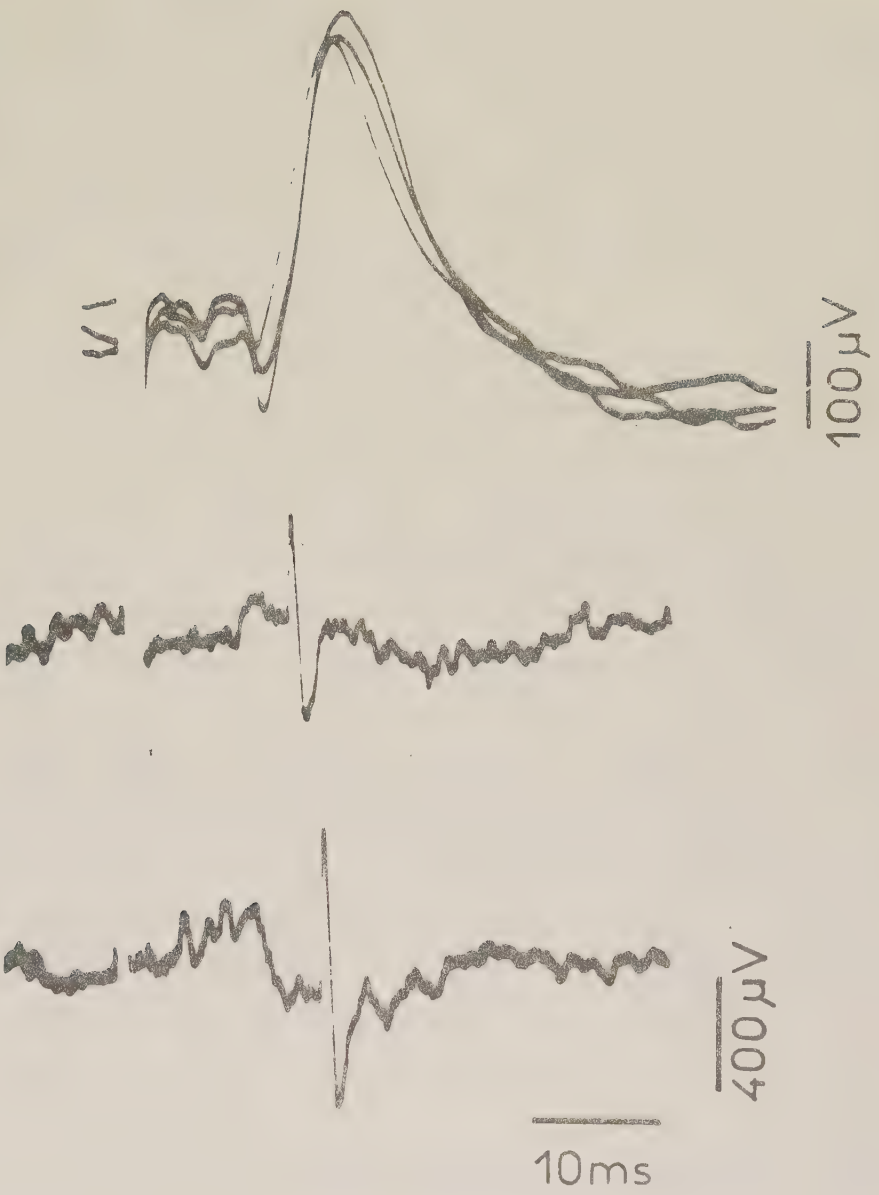


Fig. 9. Type d'activité cellulaire provoqué uniquement par les stimulations controlatérales de la face;située à 4mm de la ligne médiane et située à 4mm en arrière du bregma,profondeur 1100 µ.
Ligne supérieure, potentiel évoqué recueilli ultérieurement au même point au moyen d'une électrode transcorticale. La décharge cellulaire est synchrone avec la phase ascendante de l'onde positive du P.E.

b) Stimulations homolatérales de la face

73 activités cellulaires mises en phase par les stimulations homolatérales du nerf sous-orbitaire ont été filmées (de 2 mm en avant à 6 mm en arrière du bregma et de 3 à 6 mm de la ligne médiane).Les pics de fréquence des spikes sont habituellement compris entre 13 et 20 m sec (50 unités sur 73) , parfois plus précoces, de 8 à 12 m /sec (II unités) ou plus tardives, de 21 à 40 m sec (12 unités).

Il ne nous a pas été possible de distinguer différentes aires selon le type de latence ou la moyenne des latences des activités cellulaires. Toutes apparaissent également réparties sur la surface corticale étudiée, que la pointe de l'électrode se trouve dans les aires 3 , 1, 2 ou dans l'aire 17 de KRIEG.

De même, quelles que soient les latences des pics de décharge ou la topographie de leur recueil, les histogrammes (fig. 10) sont tous comparables. Il existe une dispersion marquée, beaucoup plus importante que lors des stimulations controlatérales.

Le fait le plus remarquable est que sur ces 73 unités, une seule est apparue stimulée électivement par les stimulations homolatérales (son pic de fréquence avait une latence de 18 m sec.). Les 72 autres étaient également stimulées par les stimulations controlatérales (fig. 10 et 11) . La lecture des histogrammes montre qu'il existe toujours un décalage, les réponses étant plus tardives lors des stimulations homolatérales.

c) Stimulations de la patte antérieure controlatérale

Deux types d'activité ont été enregistrés.

- Les unités activées par les stimulations du plexus brachial controlatéral. Elles ont été recueillies en de nombreux points de la surface corticale étudiée; mais alors que 27 unités ont été enregistrées dans une aire relativement étroite, étendue de 3 mm en avant à 3 mm en arrière du bregma, et de 2 à 6 mm de la ligne médiane, 3 unités seulement ont été trouvées dans le cortex occipital, à 4 mm ou plus en arrière du bregma.

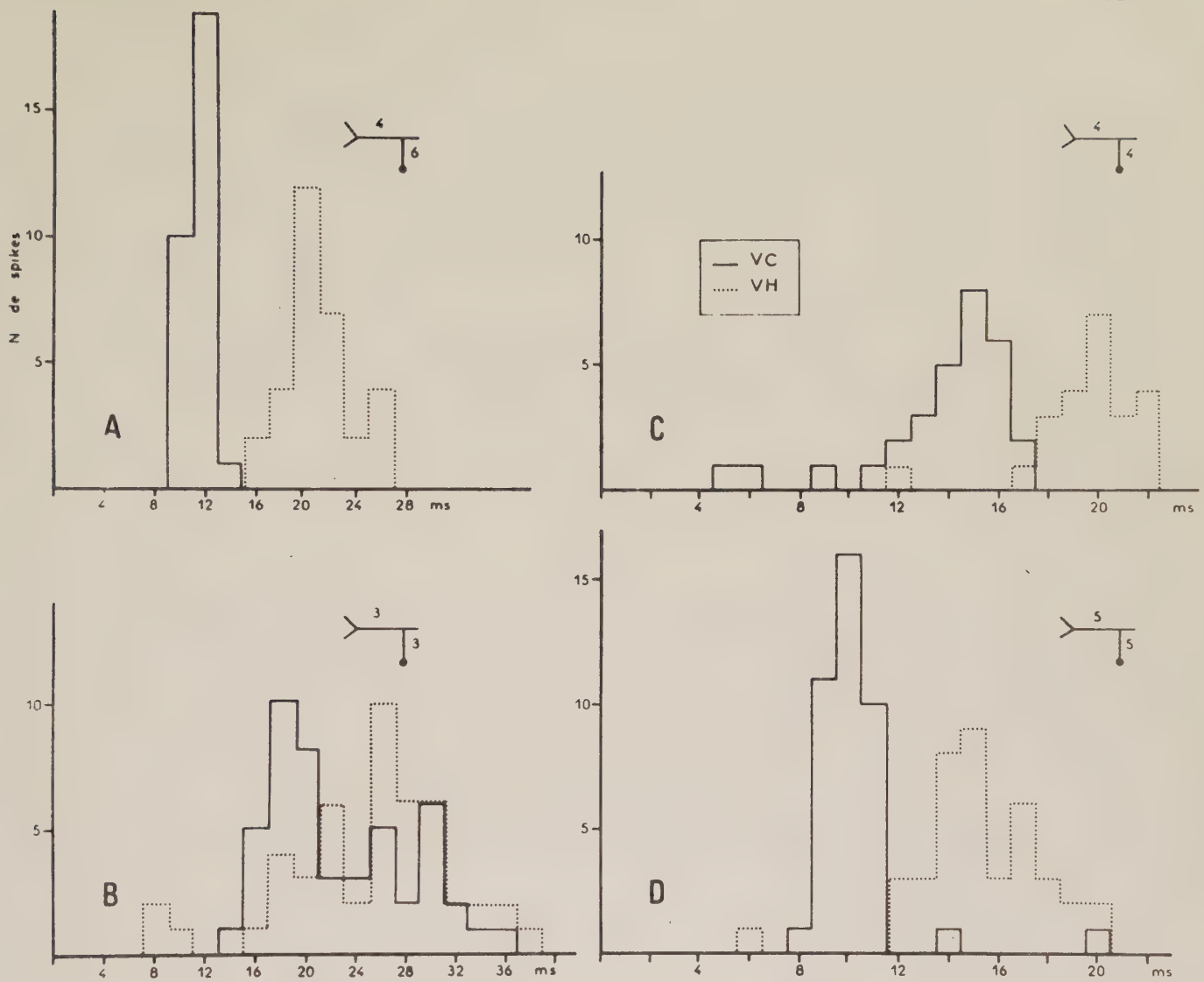


Fig. 10. Histogramme d'activité cellulaire répondant aux stimulations de la face homo (VH) et controlatérales (VC). Mesures faites sur la latence du premier spike lorsque la cellule répond par un burst.

A. Activité située à 6mm de la ligne médiane, et à 4mm en arrière du bregma à une profondeur de 1500 µ. intervalle de temps 2msec. 30 stimulations de chacune des afférences.

B. Activité située à 3mm de la ligne médiane et à 3mm en arrière du bregma, profondeur 800 µ. intervalle de temps 2msec., 48 stimulations.

C. Activité située à 4mm de la ligne médiane, et à 4mm en arrière du bregma, profondeur 1000 µ. intervalle de temps 1msec. 31 stimulations.

D. Activité située à 5mm dela ligne médiane et à 5mm en arrière du bregma, profondeur 1100 µ. intervalle de temps 1msec.

Noter la latence toujours plus tardive pour la réponse aux stimulations homolatérales. En A et B, les pics des histogrammes correspondent à la phase négative du potentiels évoqué surface, qu'en C et D, les latences sont plus courtes et les pics sont synchrones avec la phase positive du potentiel évoqué.

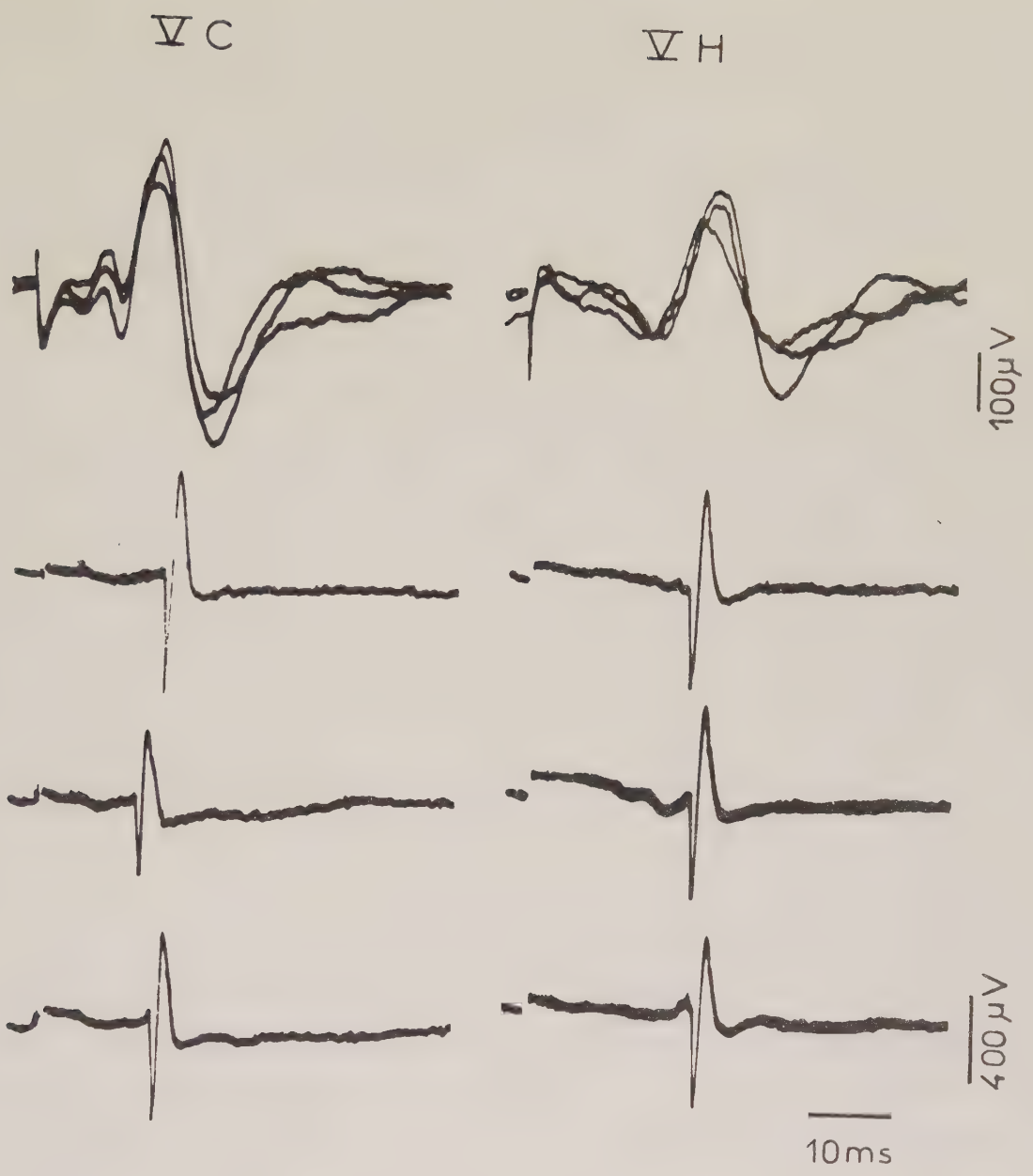


Fig.11. Activité cellulaire activée à la fois par les stimulations de la face controlatérale (VC) et par les stimulations de la face homolatérale (VH).Activité située à 4 mm en arrière du bregma,et à 4 mm de la ligne médiane,profondeur 950 µ.
Trace supérieure,potentiel évoqué recueilli au même point au moyen d'une électrode transcorticale.

Les latences les plus courtes sont localisées dans une zone étroite, située de 1 à 3 mm en avant du bregma, et de 3 à 4 mm de la ligne médiane; elles sont alors de 9 à 11 msec. Ailleurs, les latences vont de 12 à 25 msec.

Ces activités ont été localisées à une profondeur moyenne de 1045 µ. 68% ont été trouvées entre 900 et 1200 µ. Leur profondeur était comparable dans l'aire somatotopique et dans les aires voisines.

- Un second type d'activité présente une suspension de décharge de 150 à 200 sec de durée après une latence de 12 à 15 msec. Il a été recueilli non seulement dans le territoire le plus spécifique mais également dans les zones limitrophes. Elles sont donc réparties sur une surface plus large.

La figure 12 donne un exemple de ce type d'activité dont la décharge spontanée est suspendue après un délai de 14 msec. Fait particulier, au même point, une unité de même amplitude, probablement la même, devenait stimulable avec une latence de 12 à 13 msec lorsque l'intensité de la stimulation était multipliée par deux. Cette même unité était"excitée" par les stimulations homo et controlatérales de la face, avec une latence, respectivement, de 15 et 18 msec.

d) Stimulations de la patte antèrieure homolatérale

Nous n'avons recueilli que 8 unités excitées par les stimulations du plexus brachial homolatéral. Elles étaient localisées dans le même territoire que les cellules activées par les stimulations de la patte controlatérale. Leurs latences sont homogènes, de 15 à 22 msec, les plus courtes étant trouvées dans le plan du bregma, à 3 mm de la ligne médiane (fig. 13).

Chacune de ces 8 unités était également activée par les stimulations de la patte antérieure controlatérale; et 5 d'entre elles l'étaient par les stimulations de la face controlatérale.

Quelques unités " inhibées " pendant 150 à 200 msec ont été recueillies dans le même territoire.

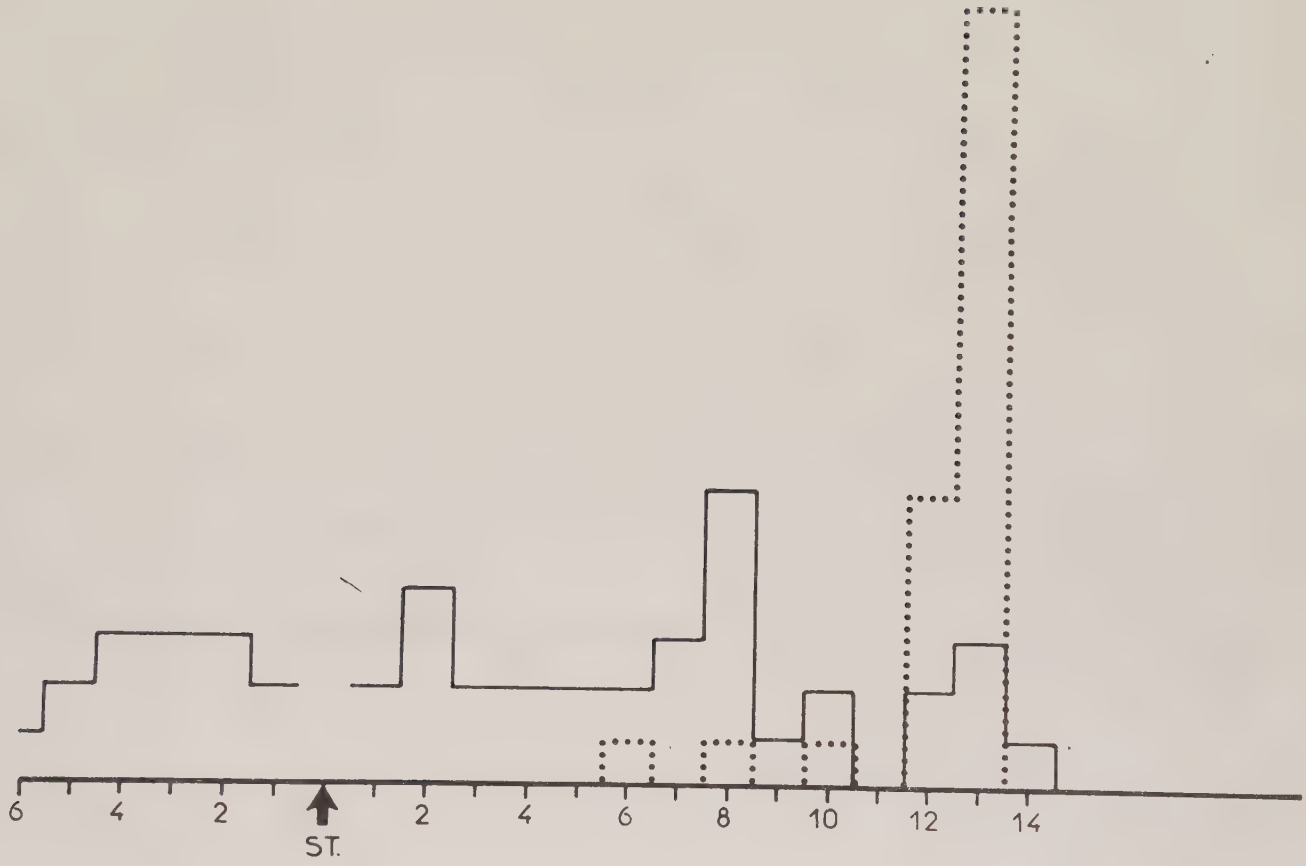


Fig.12. Réponses d'une activité unitaire à la stimulation de la patte antérieure controlatérale.Lors de la stimulation au seuil,(histogramme en pointillé) l'activité parait alors provoquée avec une latence de 12 à 13 m sec.Point situé 1 mm en arrière du bregma,et à 5 mm de la ligne médiane,à une profondeur de 800 u. 25 stimulations de chaque modalité,mesure des latences de chacun des spikes pour un intervalle de temps de 1 m sec.

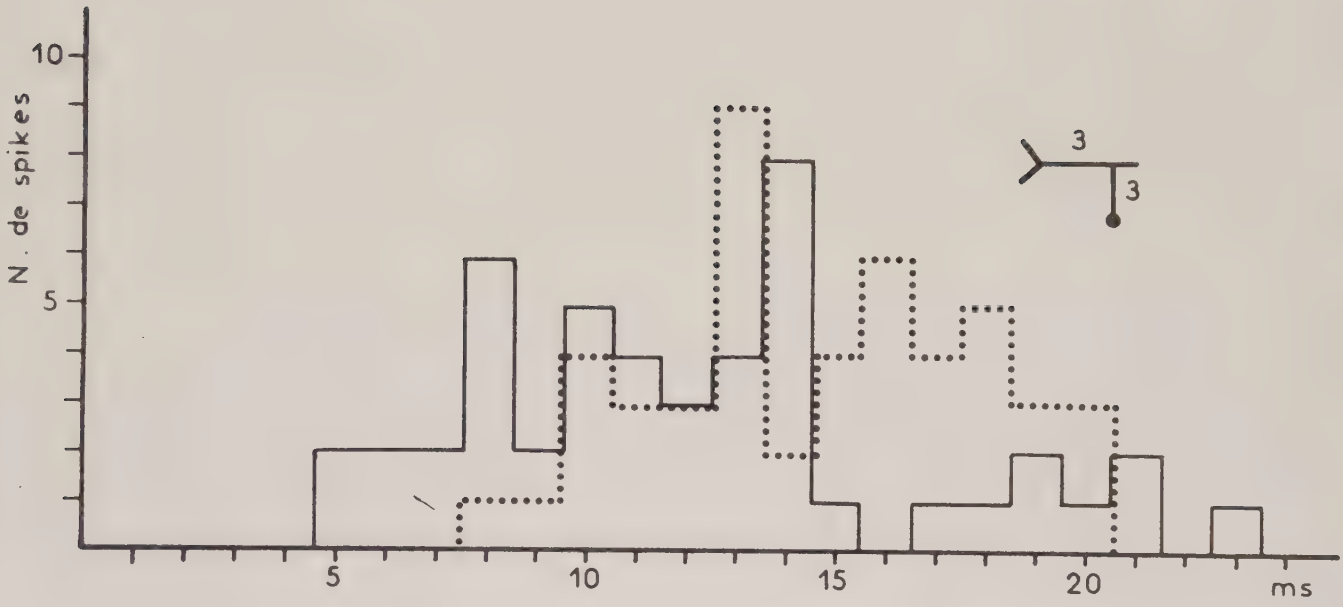


Fig. 13. Histogramme d'une activité cellulaire répondant aux stimulations de la patte contro (trait plein) et homolatérale (pointillé).
Il s'agit vraisemblablement de la même activité que celle de la fig. II B. qui répondait également aux stimulations de la face contro et homolatérale. Elle était située 3mm en arrière du bregma et 3mm de la ligne médiane, à une profondeur de 800 μ. intervalle de temps 1msec. 49 stimulations de chaque modalité, les mesures sont faites lorsque la cellule répond par un burst. Cette même unité semblait également répondre au flash avec une latence de 68msec.

e) Stimulations de la patte postèrieure controlatérale

L'aire au niveau de laquelle des unités ont été activées par les stimulations de la patte postèrieure est relativement limitée, sur 20 unités, 16 ont été recueillies à 2 et 3 mm de la ligne médiane, sur une zone étroite qui s'étend de 3 mm en avant à 4 mm en arrière du bregma.

Les latences les plus courtes (de 10 à 14 sec) ont été retrouvées dans le plan passant par le bregma, à deux mm de la ligne médiane. En ce point (fig. 14), il nous a été possible de recueillir sur un même animal , à trois profondeurs différentes, 3 unités dont les pics de décharge avaient des latences différentes :la plus superficielle avait la latence la plus courte, la plus profonde, la plus longue.

Lorsque l'électrode était située à plus d'un mm de ce point, toute unité activée par les stimulations de la patte postèrieure il nous a toujours été possible de recueillir des unités qui semblaient répondre non seulement aux stimulations de la patte postèrieure mais également à d'autres territoires somesthésiques, unités enregistrées au même point et à la même profondeur. La fig. 15 en montre un exemple, au même point et à la même profondeur,des activités ont été provoquées par des afférences somesthésiques différentes .

Les unités activées par les stimulations de la patte postèrieure controlatérale ont été recueillies à une profondeur moyenne de 1150 μ, 80% étaient situées entre 900 et 1200 μ.

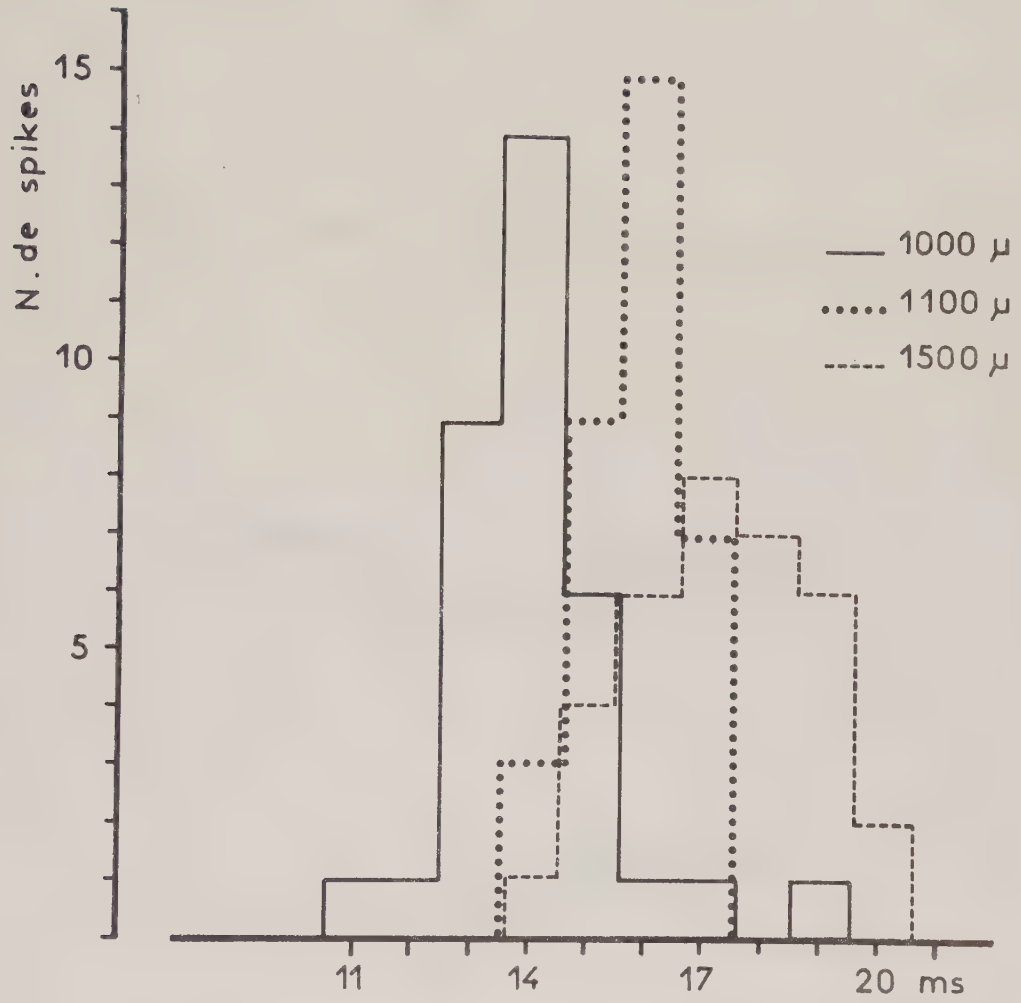


Fig. 14. Histogramme des latences de 3 activités cellulaires répondant à la stimulation de la patte postérieure controlatérale, situées en un même point à 3 profondeurs différentes (1000, 1100 et 1500 µ), lors de la même descente d'une microélectrode. Point localisé 2mm en arrière du bregma, et à 2mm de la ligne médiane. Seule la latence du premier spike a été mesurée lorsque l'unité répondait par un burst, mesures faites sur 34 stimulations pour chacune des 3 profondeurs, intervalle de temps 1msec. On note dans ce cas particulier que l'augmentation de profondeur s'accompagne d'une augmentation de latence.

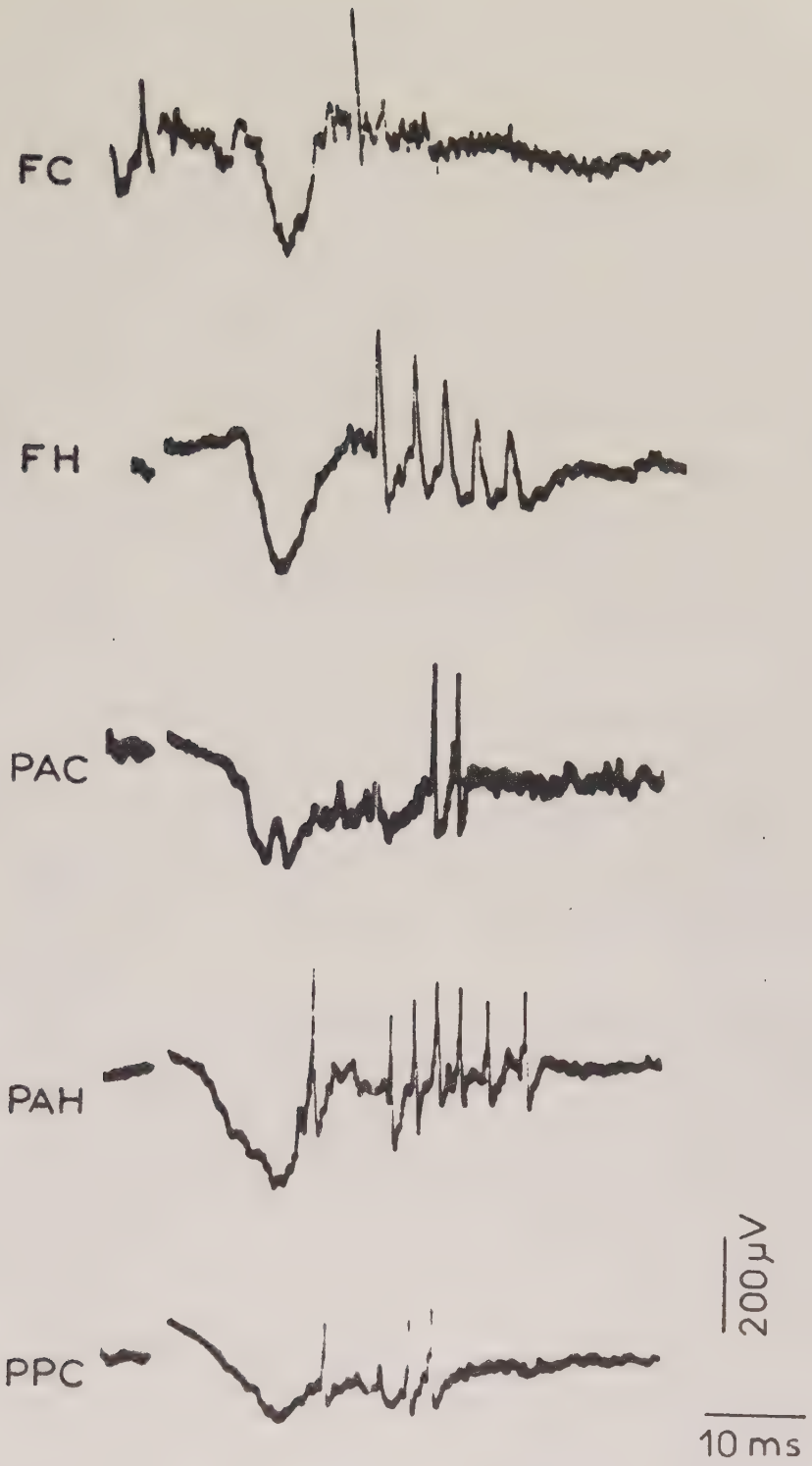


Fig.15. Activité répondant aux stimulations de la face controlatérale(FC),de la face homolatérale(FH),de la patte antérieure controlatérale(PAC),homolatérale(PAh) et de la patte posterieure controlarérale(PPC).Il nous a semblé que chacune de ces stimulations activait la même unité, ce qui ne peut être prouvé,le recueil étant extracellulaire.Activité situés 4 mm en arrière du bregma, et à 6 mm de la ligne médiane,à une profondeur de 1500 μ.

En somme,

Prenant comme critères les seuils, les latences et les amplitudes des réponses évoquées corticales, il est possible de décrire 3 régions corticales répondant aux stimulations des afférences trigèminales controlatérales. La plus focale se situe 1 à 2mm en avant du bregma, la seconde, dont les seuils sont encore très bas et la latence des réponses ,courtes, s'étend jusqu'à trois mm en arrière du bregma, Plus en arrière, des réponses peuvent encore être obtenues, réponses dont les latences et les seuils augmentent progressivement à mesure que l'on s'éloigne de la zone focale.

Pour les autres afférences controlatérales, il existe également une zone focale, plus proche de la ligne médiane, et autour de celles-ci, une zone concentrique où latences et seuils augmentent également progressivement lorsque l'on s'éloigne progressivement du point focal. Ces zones concentriques se recouvrent mutuellement, et sont elles mêmes siège de réponses aux stimulations de la face controlatérale.

A ce recouvrement de zones corticales répondant à des afférences controlatérales se surajoutent des réponses aux stimulations homolatérales, celles-ci sont de grande amplitude pour la face, dont les stimulations entrainent une activation de la totalité du cortex étudié, tandis que pour la patte antérieure homolatérale, bien que les réponses aient une amplitude plus faible, elles ne sont pas négligeables, même au niveau du lobe occipital.

B. ACTIVITES EVOQUEES VISUELLES

Les activités évoquées visuelles (potentiels évoqués et cellules stimulables) ont été étudiées sur 19 rats albinos, le but étant :

- de confirmer avec une technique différente (ici la transcorticale) les résultats obtenus par d'autres auteurs en monopolaire surface au moyen de macro électrodes (LIBOUBAN - 1964 -,ROSE - 1968 -, MARES et VITOSA - 1972,1973) ou de micro électrodes (KIMURA - 1962 - , MONTERO - 1973-).

- de préciser les corrélations entre le potentiel évoqué et les décharges cellulaires.

- de préciser la topographie des réponses dans notre système de coordonnées et ainsi d'étudier les zones de recouvrement entre les aires répondant aux stimulations visuelles et celles qui répondent aux stimulations somesthésiques.

I° LE POTENTIEL EVOQUE VISUEL (P.E.V.) , (fig. 16)

a) Les phénomènes précoces:

Ils sont recueillis lors de la stimulation de l'oeil controlatéral par flash, avec une amplitude égale ou supérieure à 100 μ V, dans une aire située latéralement entre 2 et 5 mm de la ligne médiane et entre 4 et 7mm en arrière du bregma.

Cette zone correspond exactement à l'aire 17 de KRIEG, dont le contour est représenté sur la cartographie (cf. fig. 16) où les P.E.V. sont reproduits à partir de superpositions de 3 traces.

Description du P.E.V.: (fig. 17)

Le P.E.V. recueilli dans cette aire en transcorticale est essentiellement constitué d'une onde positive, parfois précédée d'un accident négatif, de petite amplitude. Cette onde positive est en général asymétrique. La durée de la phase ascendante étant plus longue que celle de la phase descendante.

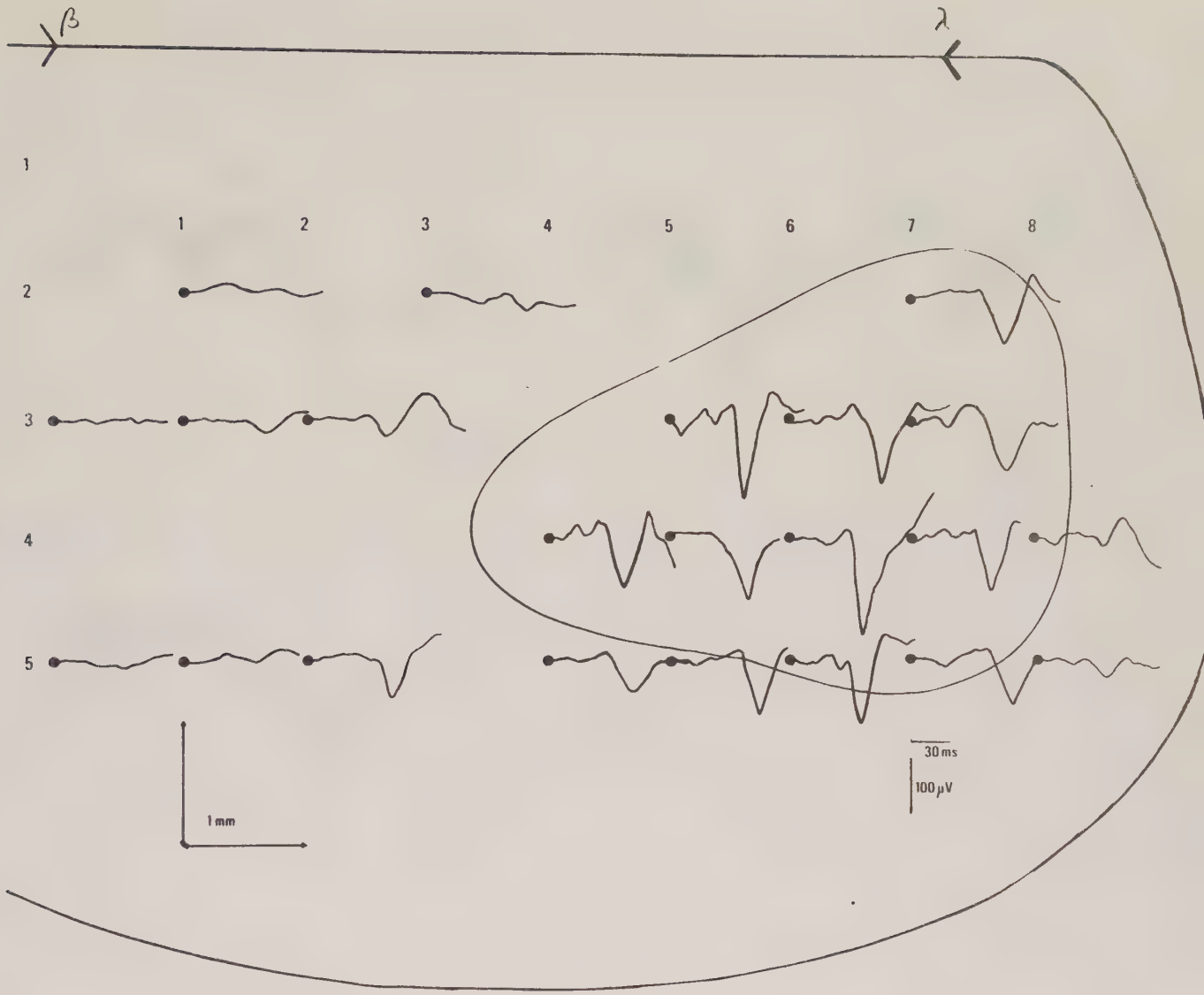


Fig. 16. Potentiels évoqués visuels chez le Rat.Rat anesthésié au Nembutal (30 mg/Kg), immobilisé au Flaxédil et maintenu sous respiration artificielle. Recueil au moyen d'électrodes transcorticales sur les 2/3 postérieurs de la surface dorsale de l'hémisphère cérébral. Stimulation de l'oeil controlatéral par un éclair de brève durée. Chacune des traces représente la moyenne d'un Dawson de trois traces superposées. En trait fin est représenté la limite de l'aire 17 KRIEG. Une déflexion vers le bas indique une positivité.

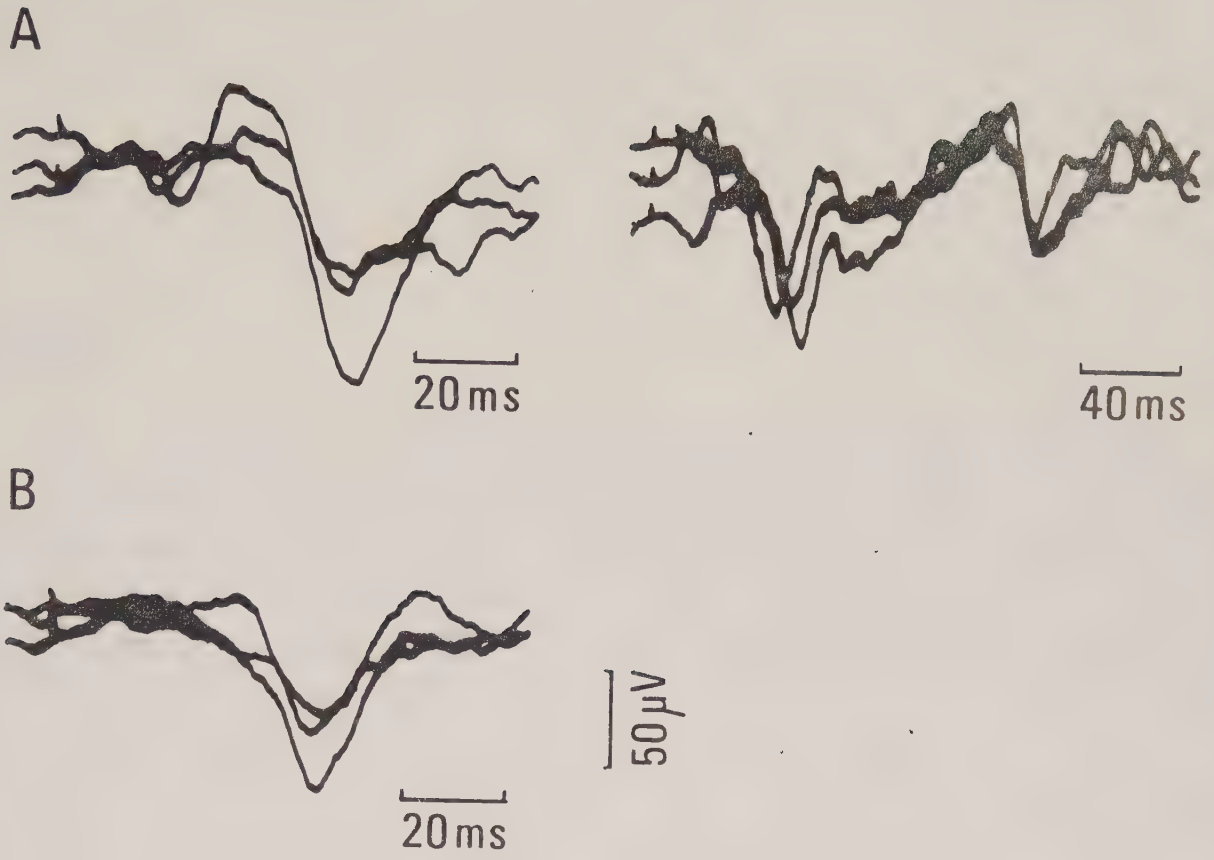


Fig.17 Potentiels évoqués visuels. Rat anesthésié,curarisé et maintenu sous respiration artificielle.Stimulation de l'œil controlatéral par flash. Recueil au moyen d'électrodes transcorticales.
Points situés: A. 7 mm en arrière du bregma, et à 3 mm de la ligne médiane.
B. 5 mm en arrière du bregma, et à 4 mm de la ligne médiane.

L'onde positive est suivie d'une onde négative, elle-même de faible amplitude, en transcorticale, (son amplitude est supérieure en monopolaire surface).

Les latences

Nous n'avons mesuré que les latences du début et du pic de l'onde positive (mesures faites pour chaque point sur la moyenne de 3 à 4 mesures). Nous n'avons pas mesuré la latence de l'onde négative qui la précédait, celle-ci étant en général de très faible amplitude, parfois inexistante.

La technique d'enregistrement était une technique de superposition de traces.

- latences du début de l'onde positive précoce

La latence la plus courte, 32 msec a été recueillie en un point situé dans notre système de coordonnées: 4mm en latéral et 4 mm en arrière du bregma.

Cependant, sur un autre animal, au même point, cette latence était de 40 m sec.

Les latences sont assez proches sur toute l'aire étudiée, entre 32 et 50 sec, avec une moyenne de 41 msec.

A 2 mm en arrière du bregma, aux latéralités 3 et 5, les latences sont encore respectivement de 48 et 44 msec . Cependant les amplitudes sont plus faibles et, pour le premier point cité, les polarités du P.E.V. semblent inversées.

Les latences du pic positif du P.E.V. sont elles-aussi homogènes sur le même territoire: la moyenne est de 53 m sec avec des extrêmes de 48 à 60 m sec. En avant de cette aire, seule la latence du P.E.V. du point situé à latéralité + 5 et 2 mm en arrière du bregma est mesurable, celle-ci est de 56 m sec.

Il existe donc, en transcorticales, une certaine étendue de l'aire de réception. Mais cette étendue est assez restreinte en avant de l'aire où les P.E.V. sont d'amplitude maximale.

b) Ondes évoquées plus tardives.

1° / Les ondes précoces du P.E.V. sont suivies de quelques oscillations de faible amplitude puis d'un nouvel accident habituellement unique de grande amplitude (fig. 17)

De polarité positive puis négative, ce deuxième potentiel est essentiellement constitué d'une grande onde de forme et d'amplitude voisines de celles du P.E.V. suivie d'une onde négative de plus longue durée et de faible amplitude. La latence de début est variable entre 160 et 220 m sec. Ce type de réponse est recueilli sur la même zone que les P.E.V. précoces.

2° / Une " after discharge " a pu être recueillie, une seule fois, 3,5 mm en arrière du bregma et à 7 mm de la ligne médiane, lors d'une étude qui était alors faite au moyen d'une micro électrode en surface avant sa descente à la recherche de cellules stimulables par le flash .

Celle-ci apparaissait après un délai de 400 à 500 m sec, durait 500 m sec et présentait un rythme de 12 Hertz. Cette " after discharge " a donc été constatée en dehors de l'aire visuelle spécifique, ce qui était confirmé par l'absence de cellules " activables " dans la profondeur du point étudié. Nous ne nous sommes pas attaché à la recherche d'une " after discharge " au niveau de l'aire visuelle spécifique.

II° LES ACTIVITES UNITAIRES

Elles ont été recueillies au moyen de micro pipettes de verre, en extracellulaire. Nous avons recueilli 17 unités dont la décharge spontanée était manifestement modifiée par les stimulations visuelles dans l'étude des traces sur l'oscilloscope à mémoire. Nous n'avons ainsi pu mettre en évidence qu'un seul type de réponse : la probabilité d'une décharge avec une latence semblable entrainant une superposition des spikes en des points voisins sur l'oscilloscope. Ces activités cellulaires ont été filmées et des histogrammes de fréquence des décharges ont pu être dessinés à partir des mesures faites sur les films. (cf. fig. 18 et 19).

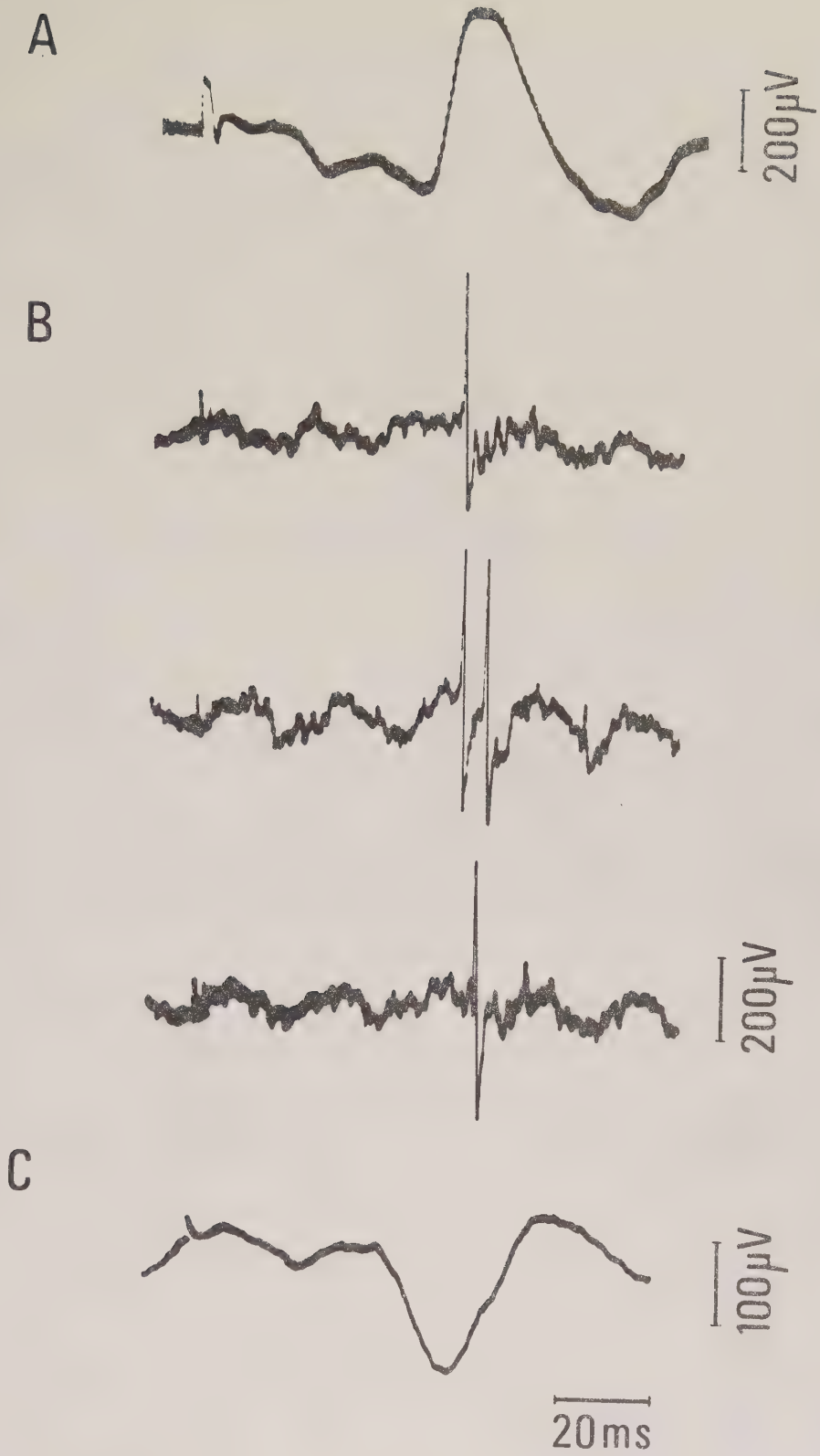


Fig.18.Activités évoqués par les stimulations de l'oeil controlatéral au moyen d'un éclair de brève durée.
A. Potentiel évoqué surface(référence nucale)
B.Activité unitaire recueillie à une profondeur de 900 µ.
C. potentiel évoqué recueilli au moyen d'une électrode transcorticale.
Activité recueillies en un point situé 5 mm en arrière du bregma,et à 4 mm de la ligne médiane.

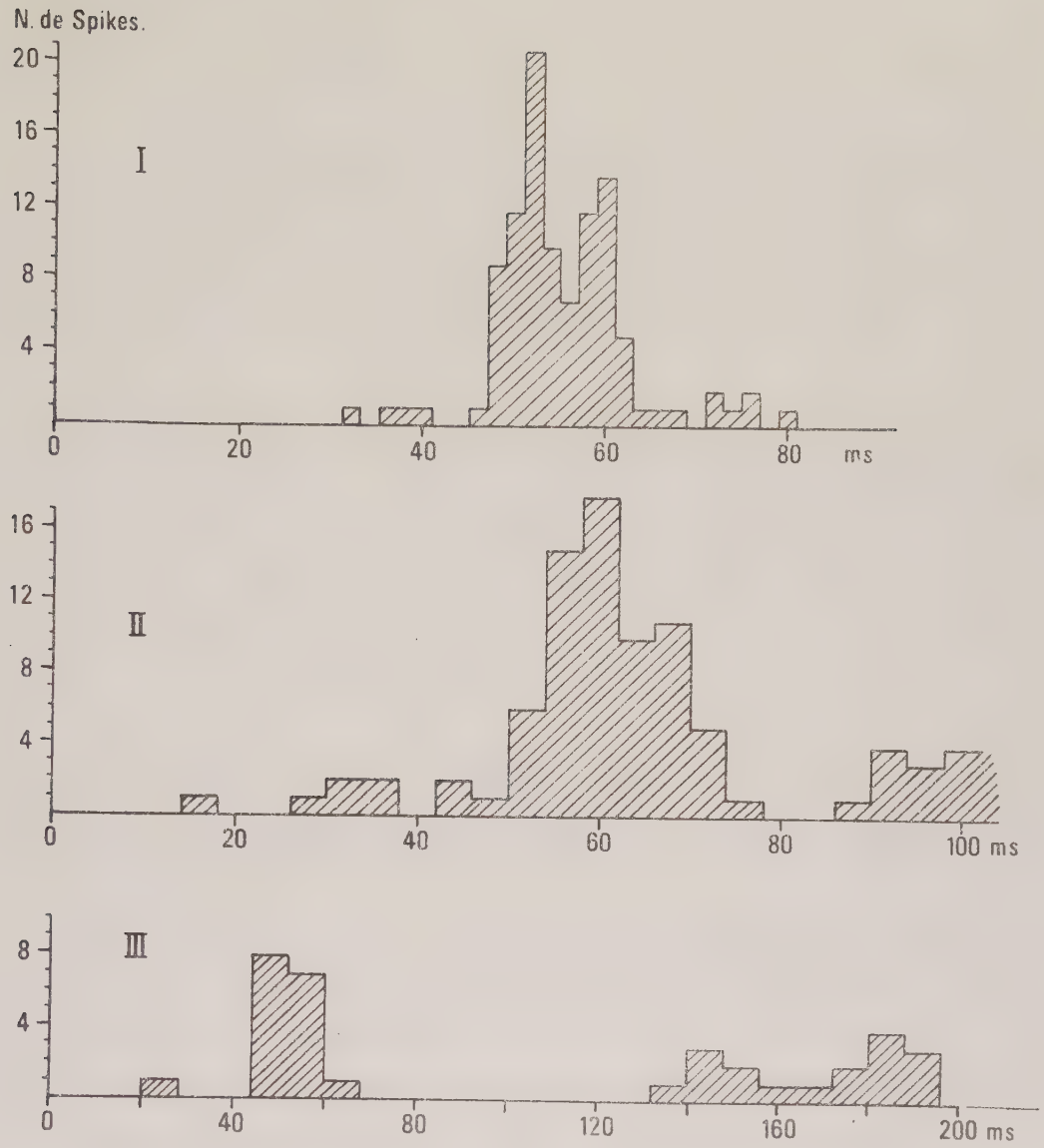


Fig.19 Histogramme des décharges céllulaires après stimulation visuelle,recueilis en 2 différents points du cortex occipital.
I. Point situé 4 mm en arrière du bregma, et à 4 mm de la ligne médiane ,profondeur de recueil de l'unité: 1100 µ. 95 stimulations , intervalle de temps, 2 m sec.
II.Point situé 5 mm en arrière du bregma,et à 4 mm de la ligne médiane;profondeur 900 µ. 28 stimulations,intervalle de temps 4 m sec.
III. Même unité que la (I),intervalle de temps 8 m sec. 25 stimulations, noter le second pic de décharge.

Ces histogrammes permettent de constater que la latence du pic de décharge maximum est située entre 52 et 80 · msec, moyenne 57 msec.

Pour 16 cellules sur 17 la zone de recueil était identique à celle où les potentiels évoqués étaient de grande amplitude. (zone située entre 4 et 7 mm en arrière du bregma).

Une seule activité cellulaire a été recueillie 1 mm en avant (3 mm en arrièr du bregma, à la latéralité + 3 mm). Signalons qu'au même point et à la même profondeur (800 microns) un spike d'amplitude semblable, provenant peut-être de la même cellule, était synchronisé par les stimulations de la face et de la patte antérieure homo et contro latérales.

Le pic de fréquence maximale de décharge des spikes activés par le flash peut être mis en corrélation avec le P.E.V. tel qu'il est recueilli par la transcorticale. (fig. 18).

On peut ainsi constater que ce pic de décharge correspond, au point de vue de la latence, à l'onde positive précoce du P.E.V., parfois avec le pic, plus fréquemment avec la partie ascendante de cette onde. A ce premier pic de décharge cellulaire succède très fréquemment un deuxième pic, plus étalé dont les latences correspondent au deuxième accident positif signalé plus haut.

C. ACTIVITES EVOQUEES SOMESTHESIQUES ET PRIVATION VISUELLE

Une certaine plasticité du système nerveux central du rat adulte a été démontrée ainsi, des études réalisées sur les noyaux du septum (RAISMAN, 1969) ou sur le colliculus supérieur (LUND et LUND, 1971 et 1973) ont permis d' affirmer que des sites synaptiques devenus vacants par dégénérescence sont susceptibles d'être ré-afférentés par des fibres ayant une origine différente.

La plasticité du système nerveux est d'autant plus grande que l'animal est plus immature ou a une place plus basse dans l'échelle animale (BERSTEIN, 1964 ; GUTH et WINDLE 1970) .

Nous avons entrepris l'étude des P. E.S. au niveau du cortex occipital du rat adulte ayant subi au cours des premiers jours post-nataux une déafférentation particulièrement lourde : 1' énucléation unie ou bilatérale. Ce matériel très immature nous a semblé propre à permettre une éventuelle modification des afférences du cortex visuel.

Cette étude avait pours nous deux buts :

1°- confirmer l'origine purement somesthésique des potentiels évoqués recueillis lors de la stimulation électrique du museau. On pouvait en effet imaginer que les P.E. recueillis lors de ce type de stimulation pouvaient être attribués à une stimulation directe par diffusion du nerf optique, celui-ci étant très proche du museau.

2° - et c'était, en fait, l'idée à l'origine de ce travail, rechercher une éventuelle réafférentation somesthésique du cortex visuel déafférenté,

CONSEQUENCES ANATOMIQUES ET ELECTROPHYSIOLOGIQUES DES DEPRIVATIONS VISUELLES AU NIVEAU DU CORTEX OCCIPITAL

Les conséquences corticales des privations visuelles ont reçu de la part des anatomistes des descriptions variées, souvent contradictoires. BERGER (1900) constatait des lésions importantes du cortex visuel des chats et des chiens maintenus à l'obscurité. par contre, Von GUDDEN (1889) ne retrouvait aucune anomalie sur des lapins après tarsoraphie et GOODMAN (1932) affirmait que les voies optiques des lapins élevés dans l'obscurité totale était normales,le développement dendritique était semblable à celui des témoins. De même CHOW (1955) n'a pu trouver de modifications du système visuel chez des singes élevés dans l'obscurité. Plus récemment, GLOBUS et SCHEIBEL (1967) constatent dans l'aire striée du chat que la destruction des voies visuelles entraine une diminution de 30% des épines sur les dendrites apicales des cellules pyramidales, à l'endroit où cette dendrite travrese la couche IV. Des constations analogues furent faites par VALVERDE (1967 et 1968) sur la souris après énucléation. FIFKOVA montra que les privations monoculaires chez le rat diminuent à la fois le nombre des épines dendritiques (1968) et la densité synaptique déterminée en microscopie électronique (1970) . Les modifications histologiques sont semblables qu'il s'agisse de tarsoraphie au long cours ou d'énucléation (FIFKOVA . 1968).

Des modifications biochimiques ont été retrouvées chez le rat après privation visuelle (KRECH et coll. 1963 ,DEWAR et coll. 1973 a et b, 1974). Des modifications de poids et de l'activité cholinestérasique du cortex occipital des rats énuclées peuvent être constatées par un environnement particulièrement riche, ce qui permettait à KRECH et coll. (1963), de penser que le cortex visuel est susceptible de participer à des activités non visuelles, du moins chez les animaux aveugles.

Au point de vue électrophysiologique, la privation visuelle semble entrainer de nombreuses modifications. COHEN (1961)a décrit des anomalies E.E.G. de type " irritatif " chez des enfants aveugles. GREY WALTER (1962) a obtenu lors de stimulations auditives et tactiles des potentiels évoqués non spécifiques de plus grande amplitude et s'étendant de façon plus importante vers les régions occipitales chez certains enfants aveugles de naissance par rapport aux enfants normaux de même âge.

Sur des lapins élevés dans l'obscurité, SCHERRER et FOURMENT (1964) ont enregistré une réaction d'arrêt particulièrement prolongée lors des stimulations somesthésiques, auditives et; visuelles, des P.E.V. de latence + longue et d'amplitude plus faible que chez les témoins lors des premières stimulations visuelles. Les stimulations somesthésiques entrainaient chez ces animaux des réponses de grande amplitude, sur tout le cortex, en particulier dans les aires occipitales. Ces réponses d'amplitude accrue, situées hors des aires primaires avaient été considérées par des auteurs comme étant du même type que les réponses à longue latence de HIRSCH et coll. (1961), le rôle d'une hyper sensibilité des systèmes non spécifiques a été discuté (CANNON et ROSENBLUETH , 1949).

D'autre part, BONAVENTURE et KARLI (1968 a et b) ont obtenu sur la souris privée de photorécepteurs (par énucléation précoce avant l'âge de 16 jours ou par dégénérescence) des P.E. d'origine auditive au niveau du cortex visuel. Ces P.E. dont la mise en évidence nécessitait l'emploi d'un appareil de sommation analogique étaient très précoces de polarité positive, puis négative surface; par contre, les stimulations somesthésiques n'entrainaient pas d'activation dans le cortex occipital chez ces animaux privés (KARLI 1972).

Le développement du cerveau dépend de son environnement visuel, les cellules du cortex visuel semblent susceptibles de s'adapter au type de l'expérience visuelle de l'animal étudié (WIESEL et HUBEL 1963, BLAKEMORE et COOPER 1970, HUBEL et WIESEL 1970, BARLOW et PETTIGREW 1971), lorsque la déafférentation visuelle se limite à une dimi nution des patterns visuels au cours de la maturation.

NOS RESULTATS

Malgré les espoirs suscités par les travaux que nous venons de citer, nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence entre les potentiels évoqués somesthésiques par stimulation de la face des animaux témoins et des animaux énucléés, que la stimulation soit homo ou controlatérale.

Pour les potentiels évoqués controlatéraux, l'augmentation progressive des latences, à mesure que l'on s'éloigne du point focal est du même ordre; les seuils et les amplitudes sont les mêmes sur ces deux groupes d'animaux, que le recueil soit fait en monopolaire surface ou en transcorticale, et que l'énucléation soit uni ou bilatérale. Chez deux animaux dont un seul oeil avait été énucléé, les réponses étaient identiques lors de la stimulation de la face controlatérale, quelque soit le côté du recueil, que ce soit au point focal ou 5 et 6 mm en arrière du bregma et à 4 et 5 mm de la ligne médiane.

Cependant, notre étude s'est limitée aux latences, amplitudes et seuils de l'accident précoce des P.E.S. sur un petit groupe d'animaux, interdisant des mesures moyennes et d'écart-type sur un grand nombre de points, aucun autre élément, telle que la fatigue, l'" after- discharge ", les activités plus tardives ou d'éventuelles occlusions.... n'ont pas été étudiées.

CONCLUSIONS

- Les P.E.S. recueillis sur le cortex occipital lors des stimulations électriques du museau sont bien purement somesthésiques.

- Notre méthode était trop grossière pour mettre en évidence d'éventuelles modifications. Il n'est cependant pas sans intérêt de constater que ce cortex déafférenté avait une activité normale pour un stimulus différent du stimulus spécifique. Ces afférences non spécifiques rendent sans doute compte de la discrétion des modifications histologiques et électrophysiologiques constatées dans la littérature.

D. ONTOGENESE DES ACTIVITES EVOQUEES SOMESTHESIQUES CORTICALES CHEZ LE RAT

Alors que la maturation histologique du cortex du rat a suscité de nombreux travaux (EAYRS et GOODHEAD 1969; JACOBSON 1963; AGHAJNIAN et BLOOM 1967 ;CALEY et MAXWELL 1969; ARMSTRONG- JAMESet JOHNSON 1970; BISCONTE 1973...) les études de l'évolution des réponses somesthésiques restent peu nombreuses et ne souvent l'objet que de travaux partiels ou préliminaires (MOUREK et coll 1967; SALAS et SCHAPIRO 1970 ; THAIRU 1970 ; ARMSTRONG-JAMES 1970; MALLECOURT et coll. 1974).

L'intérêt porté à cette espèce est justifié par sa très grande immaturité à la naissance. Au cours des premiers jours post-nataux, aucune activité, ni spontanée, ni provoquée ne peut être recueillie au niveau cortical. L'étude des activités évoquées à des âges successifs permet ainsi de suivre chacune des différentes phases de leur maturation dont l'évolution peut être analysée selon quatre critères (SCHERRER 1954), la polarité, la durée, l'amplitude, et la latence.

Nous avons recueilli chez le rat nouveau-né, au moyen d'électrodes transcorticales, l'activité E.E.G. spontanée et les potentiels évoqués par la stimulation du nerf sous-orbitaire et du plexus brachial controlatéraux.

Ces activités ont été recueillies dans un premier temps en SI, aire située sous la suture coronale, à quelques millimètres de la ligne médiane pour la patte antérieure, I à II mm plus en dehors pour la face. Nous avons retenu comme point somatotopiquement focal, l'aire de SI où le P.E. avait l'amplitude la plus grande et la latence la plus courte. L'évolution des latences des P.E. somesthésiques obtenus chez le rat nouveau-né a été comparée à celle du lapin et du chat. Nous avons enfin comparé les latences obtenues aux points focaux et non focaux.

I° LES RESULTATS

a) L'E.E.G.

L'activité électrocorticographique spontanée recueillie en SI ne commence de façon certaine qu'à 4 jours post-nataux (P.N.). Nous avons cependant observé quelques variations lentes du potentiel dès le 3° jour. L'amplitude de l'ordre de 10 µ V au 4° jour s'accroit progressivement avec l'âge, atteint 200 µ V à la fin du premier mois.

b) Les potentiels évoques par la stimulation de la patte antèrieure controlatérale (cf. fig. 20)

ne sont obtenus de façon constante que vers 4 jours, exceptionnellement au cours du jour 3. A 4 jours, le P.E. est monophasique, de polarité exclusivement négative, et de longue latence : il reste de ce type pendant plus d'une semaine. Ce n'est que vers le jour 13 qu'apparait une variation positive du potentiel qui précède l'onde négative. Le P.E. prend alors l'aspect biphasique, positif puis négatif qu'il conserve à l'âge adulte. A l'origine, il ne peut être obtenu de façon stable qu'avec des stimulations de fréquence basse, c'est le phénomène bien connu de fatigabilité. Ainsi vers 10 jours, une fréquence supérieure à 10 c / mn entraine une forte dépression du P.E.

La latence du P.E. est mesurée de l'artefact de stimulation à l'origine du P.E. A 4 jours P.N. elle atteint 60 msec, alors qu'à l'âge adulte, elle n'est plus que de 6 à 7 msec . Sur la figure 21 ces latences ont été représentées non en valeur absolue mais en multiples de la valeur obtenue chez l'adulte, ce qui met en lumière la grande immaturité de la voie somesthésique du rat puisque l'on obtient au 4° jour des latences 9 fois supérieures à la latence adulte. Le double de cette latence n'est atteint qu'au 15° jour P.N.

Au cours de la maturation des P.E. nous pouvons encore constater une augmentation progressive de leur amplitude et une diminution de leur durée.

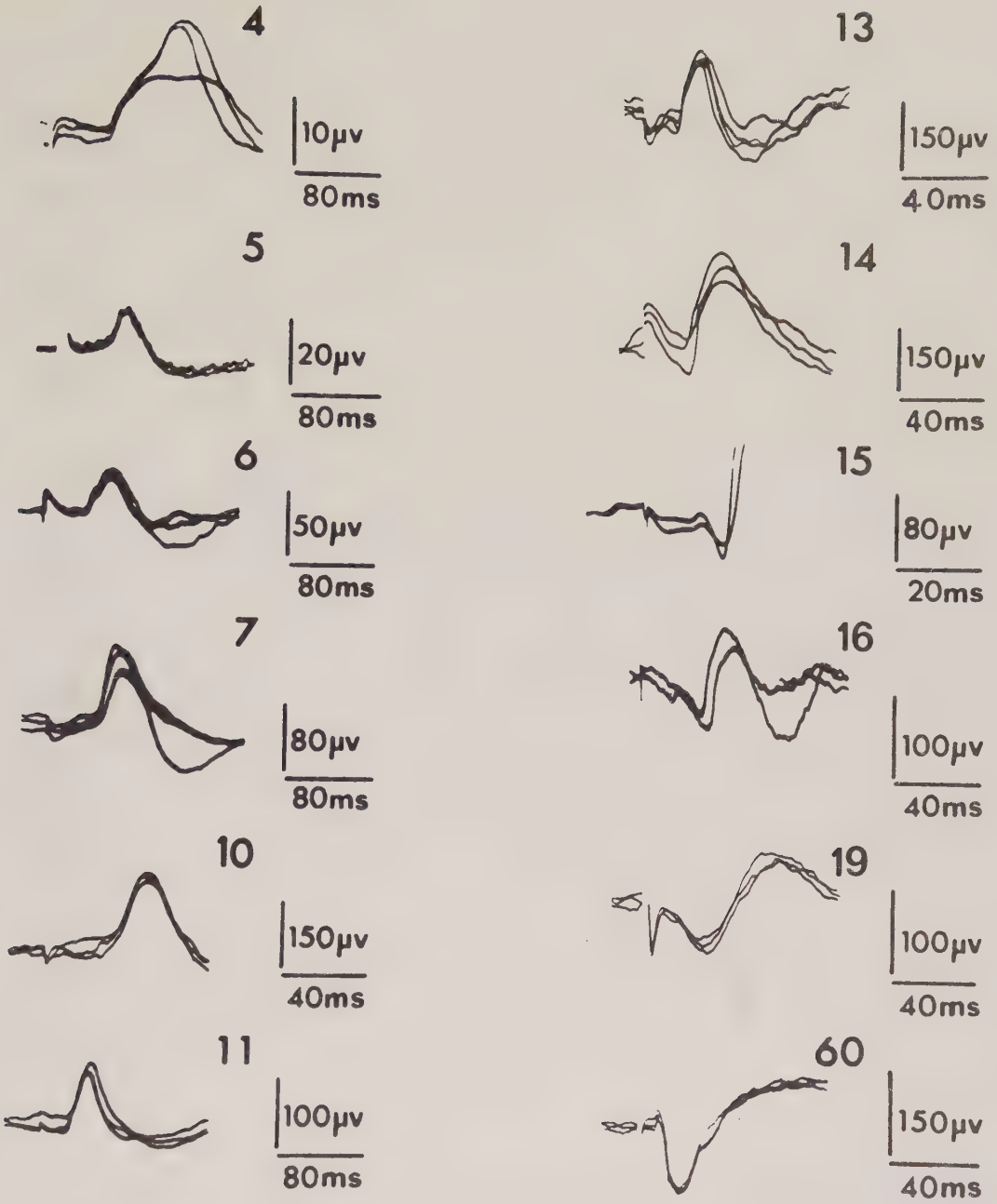


Fig.20 Potentiels évoqués somesthésiques recueillis en SI par une électrode transcorticale à des âges successifs (indiqués en haut et à droite de chaque superposition de traces).

Le potentiel évoqué apparait à 4 jours, il n'est précédé d'une ébauche d'onde positive qu'à 13 jours, et dès lors, présente un aspect biphasique. On remarque la diminution progressive de la latence ainsi que l'augmentation progressive de l'amplitude.

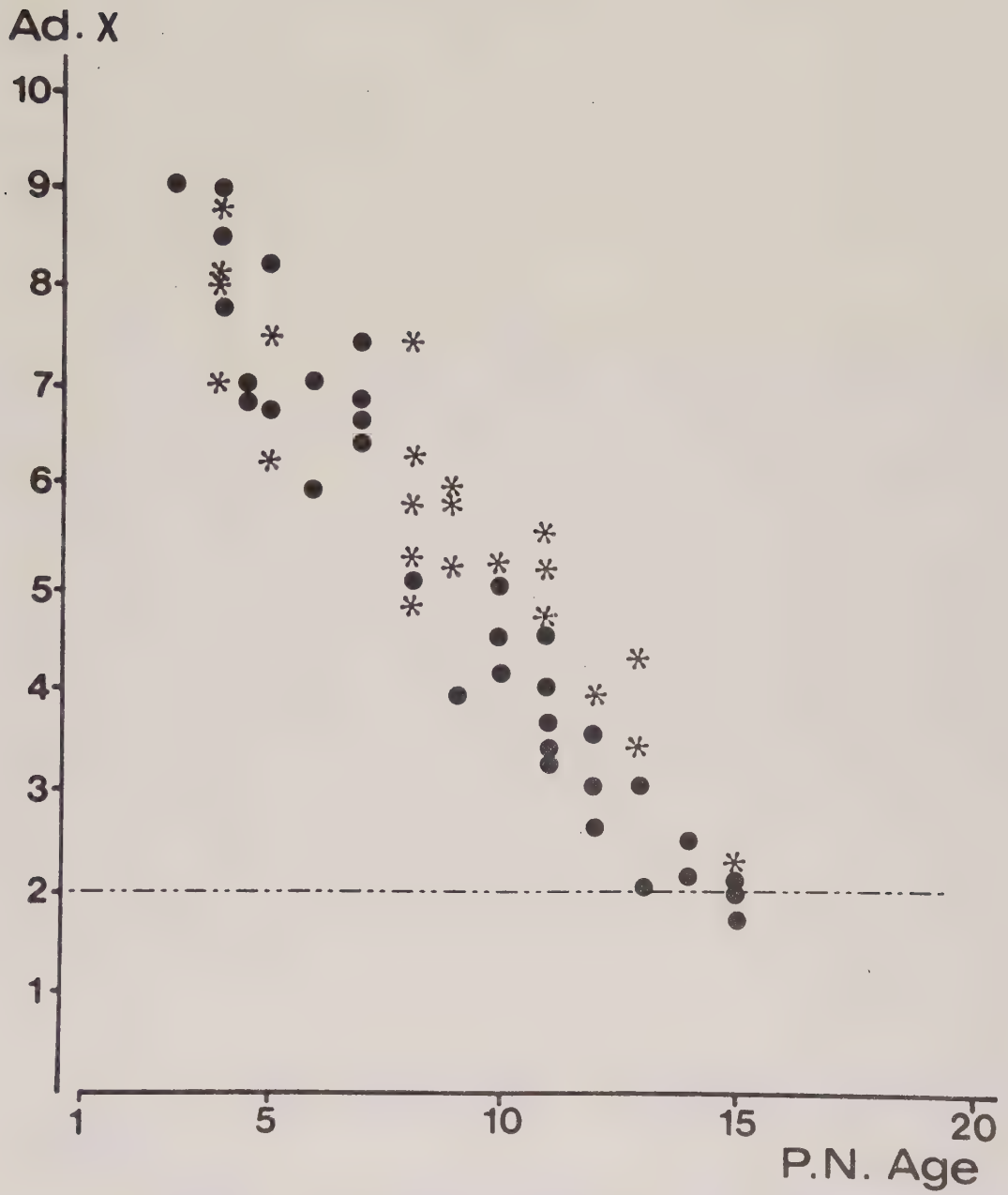


Fig.21. Latence des potentiels évoqués somesthésiques de la face recueillis en SI pour la face controlatérale(*) et la patte anterieure controlatérale(●)du rat. nouveau-né.En abscisse,l'âge en jours,en ordonnée, la latence,exprimée en multiples de la latence adulte(ad.X)le double de cette latence est obtenu au 15°jours post-natal,pour la face comme pour la patte anterieure.

c) Les P.E. obtenus par stimulation de la face controlatérale

présentent une maturation parfaitement superposable. leurs dates d'apparition, leurs modifications de polarité et leur fatigue est semblable. La latence diminue,elle aussi, progressivement, passant de 55 msec à 4 jours P.N., elle atteint 14 msec. au 15° jour P.N.

Représentée sur la même figure que les latences des P.E. obtenus par stimulation de la patte antèrieure controlatérale, non en valeur absolue, mais en multiples de la valeur adulte, ce type de représentation montre que l'évolution des latences de ces deux systèmes d'afférences suit un cours et une évolution identique.

d) P.E.S. hors du point somatotopiquement focal

Lorsque l'électrode s'éloigne du point somatotopiquement focal, la latence du P.E. croit très rapidement. A quelques mm de ce point cette augmentation de latence ne se compte plus comme chez l'adulte en msec, mais rapidement en multiples de la valeur obtenue au point focal. Ainsi, une somatotopie au moins grossière peut être mise en évidence dès l'apparition des potentiels évoqués à la surface corticale.

e) Comparaison de l'évolution du rat avec celles du chat et du lapin.

A partir de nos propres documents et de ceux du laboratoire, il est possible de comparer l'évolution des P.E.S. de différentes espèces: le chat, le lapin et le rat, les résultats ayant été recueillis dans des conditions techniques semblables (fig. 22). Pour simplifier cette comparaison, nous n'avons fait appel ni à l'évolution des polarités ni à celle des amplitudes qui ont peu de différences évolutives, nous n'avons utilisé que l'évolution des latences. SCHERRER (1967) a montré qu'il était possible de comparer au sein d'une même espèce différents systèmes sensoriels en n'utilisant non pas les latences obtenues à des âges successifs mais le rapport de ces latences à la valeur adulte.

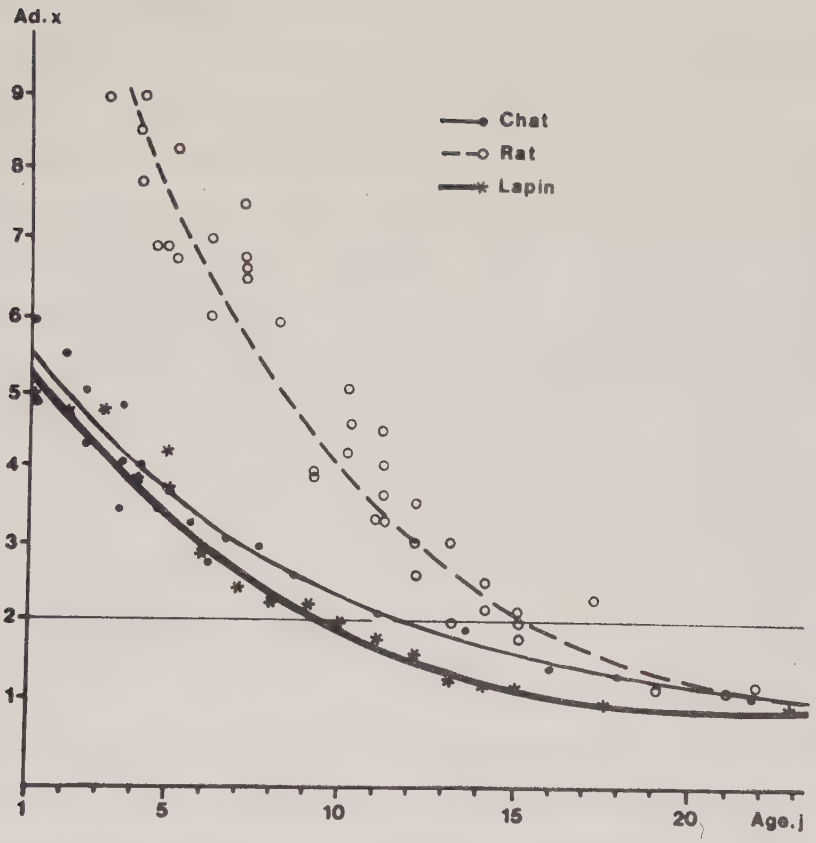


Fig.22. Latence des potentiels évoqués somesthésiques du rat, du chat et du lapin nouveau-nés.En ordonnée,la latence exprimée en multiples de la latence adulte(Ad.X), en abscisse, l'âge en jours post-nataux.

Ce type de représentation permet de comparer l'évolution d'un même système sensoriel, ici, le système somesthésique dans trois espèces animales différentes. Ce type de représentation contribue à mettre en relief la grande immaturité du rat à la naissance par rapport au chat et au lapin. En effet, dans ces deux espèces, les P.E.S. peuvent être obtenus dès la naissance et leur latence n'est que 5 à 6 fois celle du P.E. adulte.

L'âge auquel la valeur de la latence est double de celle de l'adulte est atteint d'abord par le lapin, puis par le chat enfin par le rat. Si l'on compare les pentes de l'évolution on constate que le chat à peine plus immature que le lapin nouveau-né, évolue plus lentement tandis que le rat, le plus immature à la naissance arrive au terme de son évolution,du point de vue considéré, à peine plus tard que les deux autres espèces.

II° COMMENTAIRES

Les études comportementales et électrophysiologiques de ces dernières décennies (HIMWICH 1970) ont permis de classer les différentes espèces animales en deux grandes catégories. La première comprend les espèces dont les petits naissent les yeux ouverts et prêts à déambuler. Leur évolution est totalement ou en partie réalisée in utero ou in ovo. Parmi ces espèces, celles dont le développement électrophysiologique est le mieux sont le poussin, le cobaye et le mouton.

Dans la seconde catégorie, les étapes homologues du développement se réalisent ex-utero ou ex-ovo, ils naissent les yeux fermés et leur dépendance maternelle est plus prolongée, les mieux connus sont le chat le chien, le lapin, le rat et l'opposum.

Alors que le singe appartient à la première catégorie, l'homme présente un cas particulier dont il n'existe aucun exemple animal; si sa précocité sensorielle (LAGET, 1969) l' apparente aux espèces animales de la première catégorie, sa dépendance maternelle et son inaptitude motrice sont particulièrement prolongées et se comptent en mois voire en années (VERLEY et coll. 1969).

a) Evolution du P.E.S.

L'immaturité du rat à la naissance nous permet de suivre les différents stades successifs de l'activité corticale. L'absence totale d'activité corticale lors des premiers jours post-nataux n'impose pas une étude à des stades plus précoces, à la différence du mouton ou du chien (MOLLIVER et Van der LOOS 1970) .

La première phase au cours de laquelle le potentiel évoqué somesthésique présente une polarité essentiellement négative a été retrouvé dans de nombreuses espèces, dès la naissance pour le chat (MARTY 1962), le chien (MOLLIVER et Van der LOOS 1970), le lapin (VERLEY et ROKITA 1972)

Cette étape évolutive, la seule constatée à la naissance dans les espèces immatures est,en réalité,précédée de deux autres phases décrites dans une espèce dont l'évolution est plus précoce, le mouton (MOLLIVER 1967, PERSSON 1973).Cette première phase très précoce consiste en une activité évoquée de polarité positive lorsqu'elle est recueillie en dérivation monopolaire à la surface du cortex. Cette activité correspondrait à un foyer sous-cortical qui peut être enregistré à une date où les afférences n'ont pas encore atteint la plaque corticale. Au cours de l'étape suivante, la polarité qui était " vue " à la surface du cortex se réduit puis disparait tandis que se développe l'onde négative qui est enregistrée en trans-corticale, cette activité témoigne de la migration vers la surface du foyer d'activation. Il ne persistera dès lors qu'une onde négative en surface,semblable à celle qui est vue dans la totalité des espèces immatures et telle que nous l'avons vue chez le rat.

Dans cette dernière espèce, il est possible de mettre en évidence un foyer d'activation profond qui, en monopolaire surface , donne une positivation en surface . Cependant, le procédé transcortical qui permet de limiter l'étude à la seule plaque corticale ne peut le mettre en évidence.

Ces phases initiales du développement on été vues dans les espèces immatures à condition de se reporter à la phase juste ante-natale , comme cela à été démontré chez le chien par MOLLIVER (1973).

Après ces phases initiales trés précoces,le mouton présente des phases évolutives semblables à celles que nous venons de décrire chez le rat , et, identique à ce qui est connu chez le lapin (VERLEY et ROKITA 1972).

Dans toutes les espèces citées, qu'il s'agisse d'espèces précoces ou d'espèces immatures, il existe toujours une excellente relation entre la date du début de l'activité E.E.G. spontanée et celle des premiers potentiels évoqués somesthésiques. Chez le rat, les premières activités unitaires spontanées ont également pu être enregistrées dès le 4° jour post-natal. (AXELRAD 1973).

b) Comparaisons entre différents types d'afférence.

Au cours de la maturation, il a été démontré (SCHERRER 1967) que la maturation du système somesthésique précède le système auditif, et ce dernier, le système visuel . Dans le cadre de la somesthésie, compte-tenu de leur importance fonctionnelle dans le comportement oro-alimentaire; on pouvait se demander si les afférences trigéminales ne bénéficieraient pas d'une maturation plus précoce de leurs voies par rapport à celles provenant des membres, d'autant que, seules les stimulations du museau entrainent une réaction motrice chez le rat lors des premières 24 heures de la vie extra-utérine (SMALL 1899).

Les expériences pratiquées ici montrent qu'il n'en est rien et que la maturation des P.E.S. corticaux est similaire, que les afférences proviennent de la face ou de la patte antérieure controlatérale.

Rappelons que les stimulations étaient des stimulations directes du nerf, et ne tiennent donc pas compte de la maturation propre du récepteur.

En fait, lors des premiers jours de la vie extra-utérine, l'activité motrice et les réponses aux stimulations sont indépendantes du fonctionnement cortical, la myélinisation corticale n'a d'ailleurs pas commencé (JACOBSON 1963), les synapses corticales sont très peu nombreuses et leur morphologie est encore très immature (JOHNSON et ARMSTRONG-JAMES 1970) enfin nous avons vu qu'il n'existait aucune activité electrocorticale spontanée ou évoquée . Les activités motrices précoces sont ainsi indépendantes du fonctionnement cortical. Ainsi se confirme bien que pour les activités initiales, suffisent les centres sous-corticaux.

c) P.E.S. en dehors des aires primaires chez le rat

Depuis FLECHSIG 1895, on admet que les premières fibres myélinisées sont retrouvées dans la moëlle; ultèrieurement, la myélinisation s'étend dans le tronc cérébral, le diencéphale et finalement dans le telencéphale.La myélinisation du cortex cérébral se réalise par étapes successives, commençant par les aires de projection, elle se termine dans les centres d'association. Les voies suivent une évolution analogue, les voies de projection précédant les voies d'association; enfin, les voies périphériques précèdent les voies centrales et les voies sensorielles les voies motrices. Ces différentes étapes de la myélinogenèse ont été confirmées et précisées dans de nombreuses espèces de mammifères dont l'homme, longuement étudié par CONEL (de 1939 à 1959) et le rat (WATSON 1903) TYLNEY (1933)et JACOBSON (1962 et 1963).

Chez le rat, les différents noyaux thalamiques myélinisent successivement, à 10 jours la partie latérale du noyau ventral postérieur, à 12 jours, la partie restante du complexe nucléaire ventral ainsi que les noyaux latéraux, postérieurs et géniculés.A 14 jours les noyaux antérieur, paraténial et interne, et pour terminer, à 17 jours, les noyaux restant de la ligne médiane. La myélinisation corticale débute à 10 jours dans le cortex moteur, somesthésique auditif, limbique et pyriforme et s'étend à partir de ces régions primaires vers les régions qui les entourent; la myélinisation des régions visuelles est un peu plus tardive que les autres régions primaires (JACOBSON 1963).

Cette extension corticale à partir des aires primaires avait déjà été constatée par CAJAL (1911) chez la souris. En somme, les voies afférentes spécifiques et leurs relais sont myélinisés les premiers.

A partir de ce critère, il n'est pas illogique que les P.E.S. recueillis chez le nouveau-né hors des voies somatotopiques aient une latence particulièrement longue par rapport à l'aire spécifique.

Chez le lapin nouveau-né, VERLEY (1967), lors des stimulations trigéminales, n'a obtenu des réponses que dans un seul noyau thalamique, le V.P.L. A cette époque de grande immaturité, alors que le P.E. surface est négatif, lors des stimulations périphériques, il est biphasique, positif négatif lors des stimulations thalamiques.

Une somatotopie a été décrite dès les premiers stades de maturation du cortex somesthésique dans d'autres espèces animales, telle le mouton où aucune réponse ne peut être obtenue hors de la zone somatotopique chez le foetus (PERSON 1973), chez le lapin où les latences augmentent rapidement dès que l'on s'éloigne du point focal (VERLEY et ROKITA 1972), ou chez le chat où une somatotopie semblable à celle de l'adulte est retrouvée dès la naissance (RUBEL 1971). La maturation des aires associatives est plus tardive que celle des aires primaires visuelles et auditives chez le chat (MAYERS et coll. 1971); Les réponses à type d' " after-discharge " semblent également plus tardives que les réponses précoces, ces réponses ont été attribuées aux noyaux intrathalamiques non spécifiques (ANDERSEN et ANDERSSON 1968; PURPURA 1968), leur développement fonctionnel serait ainsi plus tardif que le relai thalamique primaire.

III. D I S C U S S I O N

Notre intention est, ici, de comparer nos données avec celles de nos prédécesseurs. Cette étude commencera avec les acquis électrophysiologiques concernant les aires somesthésiques SI, SII, puis les aires visuelles; nous les rapprocherons des données anatomiques, pour la plupart anciennes, pour aboutir à une discussion sur les aires associatives du rat. Nous ajouterons enfin à ces comparaisons des connaissances plus récentes sur les propriétés d'une partie du contingent trigéminal, celui des vibrisses de la lèvre supérieure, ou vibrisses " mystaciales ".

A. ETUDES ELECTROPHYSIOLOGIQUES

I° ETUDE ELECTROPHYSIOLOGIQUE DE SI et SII (planches I etII)

" Aujourd'hui c'est le critère électrophysiologique qui prime les autres pour définir le territoire primaire de projection, lequel devient celui où peuvent être obtenus les potentiels évoqués de plus courte latence et à phase initiale positive de surface "

écrivait ALBE-FESSARD en 1957.

Actuellement on doit associer aux potentiels évoqués l'étude des activités unitaires.

Depuis 1948, date des premiers travaux de WOOLSEY et Le MESSURIER l'étude de la somatotopie au niveau du cortex du rat, que l'on utilise des stimulations électriques ou des stimulations naturelles, est devenue de plus en plus précise, pour s'attacher récemment à la description de foyers corticaux particulièrement étroits (WELKER 1971).

Utilisant une anesthésie au nembutal et des stimulations naturelles WOOLSEY et Le MESSURIER précisent les premiers la topographie des aires somatiques I et II chez le rat. L'aire SI pouvant être représentée en imaginant un rat couché sur le flanc gauche, à la surface de l'hémisphère gauche, l'axe dorsal du corps s'étendant en travers de l'hémisphère, le long du bord antérieur des aires visuelles, auditives et somatique II; les pattes et la face s'étendant en avant sur le cortex. Les diverses parties du corps s'ordonnent ainsi de façon naturelle; telle est la représentation quelque peu distordue de l'image du rat sur le cortex, celle-ci ne subira pas ultérieurement de modifications fondamentales (WWOOLSEY 1952-plancheIB'- ; HALL et LINDHOLM 1974 -plancheII F-).

PLANCHE I

A/ Représentation des aires architectiniques sur la surface dorsale de l'hémisphère cérébral du Rat. KRIEG 1946.

B/ Projection latérale du diagramme de WOOLSEY et LE MESSURIER - 1948 - montrant les aires de projection délimitées par les potentiels évoqués. (in POPE - 1952)

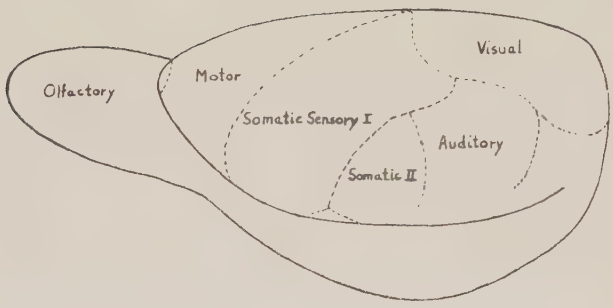
B'/ Représentation supéro-latérale de l'hémisphère - WOOLSEY - 1952 - Aucun espace n' est laissé vacant entre les aires primaires de projection.

C/ " Projections primaires de la sensibilité somesthésique limitée aux membres(o), visuelles(Δ) et auditives(X). En trait interrompus, délimitation de la région de projection de la face et des vibrisses. La région où se chevauchent les cercles et les croix correspond aux aires somesthésique II et auditive III. Un potentiel évoqué pae stimulation de la peau à la base des vibrisses est représenté, rapporté à l' endroit où il est maximum."
- LIBOUBAN et OSVALDO-CRUZ - 1958. Stimulations par choc électrique.

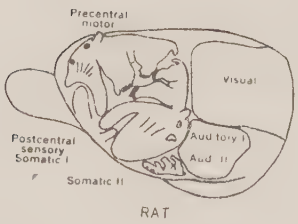
A

4
6
18
3
17
7
1
2
18 a
39
41

B


Visual
Motor
Olfactory
Somatic Sensory I
Auditory
Somatic II

B´


Precentral motor
Visual
Postcentral sensory Somatic I
Aud tory I
Aud II
Somatic II
RAT

C

20ms

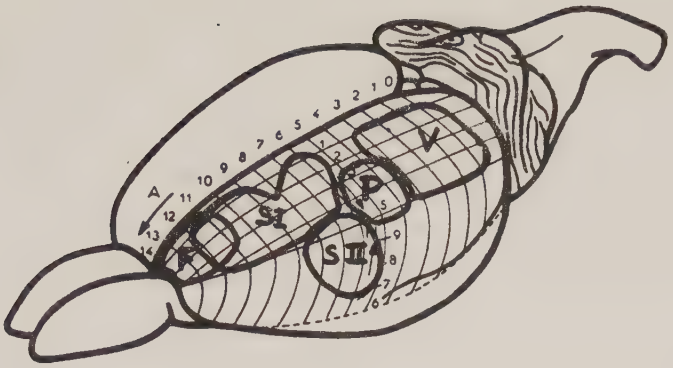
PLANCHE II

D/ Reconstitution des limites des différentes aires de projection étudiées en macro-électrodes surface - LIBOUBAN - 1964 -SI et SII: aires somatiques primaire et seconde, V: aire de projection visuelle, F et P, aires associatives frontale et pariétale.

E/ Organisation somatotopique au niveau de l' aire SI - WELKER - 1971 - étude en microélectrode, chacune des principales vibrisses est représentée en un locus précis.

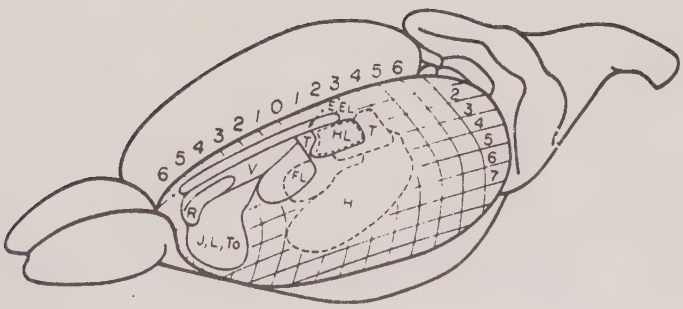
F/ Représentation en trait plein des aires motrices, en traits interrompus des aires somatiques I - HALL et LINDHOLM - 1974 - HL: patte postérieure, dont l' aire motrice recouvre l' aire sensorielle, H: tête . La représentation de l' aire somatique est définie par les réponses unitaires ou multiunitaires aux stimulations tactiles légères.

D



E

F



LIBOUBAN et OSWALDO-CRUZ (1958) sur des animaux anesthésiés au nembutal décrivent une zone de projection semblable pour les membres; par contre, pour la face et les vibrisses, ils décrivent une zone très large sur la surface dorsale du cortex qui recouvre d'une part les aires de projection des membres et d'autre part les zones de projection visuelles et auditives (planche I C). Ce point de vue ne semble pas avoir été soutenu ultérieurement et ne se retrouvera pas dans la publication ultérieure de LIBOUBAN (1964). Cet auteur utilise, alors, une anesthésie au chloralose et des stimulations électriques par choc bref; ses résultats sont résumés sur une carte que nous avons reproduite d'après ses coordonnées, sur un encéphale de rat en volume(planche II D) nous nous sommes permis cette illustration pour rendre claires les comparaisons.Les zones de réponses maximales sont étagées selon un axe rostro-caudal différent de celui des publications de WOOLSEY. La projection de la face se situe en avant de celle du membre antèrieur qui elle-même précède celle du membre postèrieur. LIBOUBAN précise que la représentation de la face, et plus particulièrement de la région d'implantation des vibrisses occupe une aire corticale étendue: des réponses évoquées à latence très courte pouvant être observées sur toute l'étendue de la zone primaire, quoique avec une amplitude moins grande que dans la zone focale. Si bien que l'on peut dire schématiquement que la représentation de la face envahit tout le cortex somatique primaire mais possède une aire de projection maximale qui se trouve en avant de celle des membres.

Ainsi, on peut rattacher à cet auteur deux descriptions quelque peu différentes dans le temps mais dans lesquelles la représentation faciale prend toujours une grande étendue. Il nous semble, cependant, qu'entre la première et la seconde publication, le parti-pris d'exclure tous les potentiels évoqués d'amplitude inférieure à 200 μ V explique la principale divergence entre ces résultats et les notres; de plus les illustrations de sa thèse (1964) nous paraissent beaucoup plus proches de nos résultats que la description qu'elle en donne.

A la limite caudale de SI, une surface corticale particulière est individualisée par LIBOUBAN .Celle-ci la considère comme différente d'une simple zone de chevauchement, ce serait une région de convergence où des P.E.S. peuvent être obtenus quelle que soit la région somatique excitée; ces P.E.S. présentent une latence plus longue et une très grande fatigabilité.

Le fait le plus intéressant est que la représentation corticale est ici bilatérale, cette bilatéralité étant presque totale pour la face, importante pour le membre antérieur, presque insignifiante pour le membre postérieur. Ces réponses homolatérales ont une latence plus longue en SI, que les réponses controlatérales leur correspondant.

Les projections corticales ipsilatérales en SI s'opposent à l'origine purement controlatérales des afférences qui activent le relai thalamique primaire. Des réponses ipsilatérales n'ayant jamais été observées par LIBOUBAN dans le complexe ventro basal (1964),

" Il faut donc admettre", écrit-elle, " que les réponses ipsilatérales décelées au niveau de l'aire primaire sont relayées par d'autres noyaux thalamiques ou proviennent d'une voie transcorticale . "

Au terme de ces travaux, une somatotopie était retrouvée en SI, mais celle-ci n'apparaissait pas être une somatotopie point par point, les recouvrements semblant être la règle commune.

Une notion identique est retrouvée par WOOLSEY Jr. (1967), chez la souris, cet auteur utilise des stimulations naturelles et constate qu'il existe un recouvrement important entre les aires réceptrices représentant les différentes parties du corps. Un recouvrement est d'ailleurs également retrouvé entre les aires sensorielles :SI et aire visuelle, aire auditive et SII, aire visuelle et aire auditive, enfin entre SI et SII.

AIRE SII

Cette aire de projection somatique homo et controlatérale a été localisée en arrière et en dehors de SI. Là encore s'opposent les auteurs qui ne décrivent qu'une somatotopie grossière et un recouvrement des réponses : WOOLSEY et Le MESSURIER (1948), LIBOUBAN (1964) chez le rat ainsi que WOOLSEY et FAIRMAN (1946) chez le porc et le mouton, PINTO HAMUY et coll.(1956). chez le chien et WOOLSEY (1967) chez la souris, et ceux qui, recueillant les activités évoquées au moyen de micro-électrodes et non de macro-électrodes, (WELKER et SINHA 1972), ne décrivent aucun recouvrement des différentes parties du corps en SII.

Dans cette aire, des convergences hétéro sensorielles, somesthésiques, auditives et visuelles ont été décrites (LIBOUBAN 1964).

Aucun de nos résultats ne montre cette aire, bien qu'à première vue, nos coordonnées ne soient pas restées en dehors d'elle (planche II D).

Notre description ne s'est pas étendue en dehors de la surface située à plus de 6 mm de la ligne médiane, pour insister sur une certaine distinction en zones selon l'axe antéro-postérieur de l'hémisphère.

Il n'est pas exclu, qu'en portant plus d'attention à des coordonnées encore plus latérales que les notres, nous eussions trouvé une aire SII comme la totalité des autres auteurs. Nous serait-il cependant permis de comparer les publications successives de WOOLSEY et WELKER sur le rat et la souris (1967, 1971, 1972, 1974)et d'indiquer qu'à mesure que les projections de la face s'étendent, SII, sans disparaitre, semble s'étioler?

II° ETUDE ELECTROPHYSIOLOGIQUE DES AIRES VISUELLES

a) Topographie de l'aire visuelle

La topographie de l'aire visuelle est semblable, que l'étude soit faite à l'aide des potentiels évoqués recueillis en transcorticale ou des activités cellulaires stimulables.

L'extension , lors de ces limites, est faible, (P.E.V. enregistré 2 mm en avant de cette aire dont l'amplitude n'est pas négligeable et une seule activité cellulaire, 1 mm en avant de cette même aire) . Cette topographie de recueil des P.E.V. est en accord avec la plupart des auteurs ayant pratiqué des stimulations par flash de l'oeil controlatéral. La plupart de ces travaux ont été réalisés chez des rats albinos.

Au centre de l'aire visuelle, certains auteurs décrivent une zone où l'amplitude du potentiel évoqué est la plus grande (et parfois sa latence plus précoce), celui-ci (pour KIMURA 1962) siège à 5 à 6 mm en arrière du bregma et entre 3 et 4 mm de la ligne médiane; LIBOUBAN (1964) le situe 7 mm en arrière du bregma et à 3 mm de la ligne médiane. Ce dernier auteur localise le territoire des réponses visuelles primaires sur une surface s'étendant de 5 à 8 mm en arrière du bregma et de 1 à 4 mm de la ligne médiane (planche II D). Elle précise que, en avant de cette aire, la réponse cesse brusquement. ROSE (1968) recueille des P.E.V. dans une région semblable, qui n'est précisée que par un point situé 5 à 6 mm en arrière du bregma et 3 à 4 mm de la ligne médiane.

MARES et VITOVA (1972) recueillent à la surface de la dure-mère des ondes de polarités alternées, la deuxième onde positive étant la plus ample.

L'amplitude maximum est recueillie en un point situé 5 mm en arrière du bregma, à 4 à 5 mm de la ligne médiane. La réponse visuelle est largement distribuée sur la surface dorsale de l'hémisphère, débordant les limites de l'aire de projection spécifique. Ces auteurs décrivent un recouvrement entre les réponses auditives et visuelles (sur les aires 18a et 43 de l'atlas de KRIEG 1946). Ils précisent que les réponses aux stimulations électriques du nerf optique ont une localisation identique aux stimulations par flash, la forme des 2 réponses est sensiblement la même si ce n'est que la première onde négative est inconstante lors de la stimulation du nerf optique.

L'aire réceptricé décrite par MONTERO et coll. (1973) est plus étendue. Les réponses évoquées sont recueillies au moyen de micro électrodes situées à une profondeur de 300 à 400 microns par rapport à la surface du cortex. Les auteurs constatent que la surface corticale au niveau de laquelle des P.E.V. sont obtenus lors des stimulations de l'oeil controlatéral s'étend sur une zone occupant 37% de la surface dorsale de l'hémisphère. Cette zone part de pôle occipital, s'étend en avant sur 6,2 mm se terminant donc 3 mm en arrière du bregma, les limites latérales vont de 1 à 2,5 mm de la ligne médiane jusqu'à 5,8 mm. Ainsi pour ces auteurs, les réponses visuelles s'étendent sur les aires 17 - 18 et 18a de KRIEG.

L'utilisation de petits spots de lumière projetés sur un campimètre a permis à MONTERO et coll. (1973) de démontrer qu'il existe une organisation somatotopique précise au niveau de l'aire visuelle primaire du rat. Les régions rostrales et caudales correspondent respectivement aux champs visuels inférieurs et supérieurs. La région interne au champ visuel temporal et la région latérale au champ visuel nasal. Au niveau de l'aire visuelle primaire la vision centrale est mieux représentée que la vision latérale; au-delà, au niveau des aires corticales considérées comme péristriées (aires 18 et 18a) les réponses visuelles sont caractérisées par un champ récepteur beaucoup plus large (40 à 60° au lieu de 10 à 20°) et présentent plusieurs arrangements rétinotopiques différents, ce qui suggère à ces auteurs qu'il existe à ce niveau, différentes entités fonctionnelles. Les projections multiples à partir de l'aire striée sur les aires péristriées semblent confirmées par les études anatomiques (MONTERO et coll. 1973). Une lésion limitée de l'aire 17 entraine une dégénérescence en plusieurs points au niveau des aires péristriées ipsilatérales.

En somme, nos résultats sont en accord avec ces différentes études, quelle que soit la technique de recueil (micro ou macro électrode, en transcorticale ou en monopolaire surface). Les aires des projections visuelles primaires décrites ont une topographie proche, que soient ou non inclues latéralement les aires péristriées et un éventuel recouvrement sur l'airel'aire auditive temporale, la limite antérieure est assez précise,dans un plan situé entre 3 et 4 mm en arrière du bregma. Aucune activité visuelle n'est retrouvée au niveau des aires 3, 1 et 2 de KRIEG.

Il est en outre intéressant de signaler un travail récent réalisé sur un rongeur très proche, la souris, et concernant les caractéristiques

fines des cellules visuelles (Drager 1975).

Ce travail résoud une question importante, à savoir les rongeurs qui ont une vision présumée pauvre, l'avaient-ils si pauvre qu'on pouvait faire l'hypothèse de ne pouvoir y mettre en évidence des cellules aussi élaborées que celles du chat ou du singe. En réalité, les cellules indifférentiées ne dépassent pas 10% et des cellules de type hypercomplexe ont pu être décrites.

b) Latence et polarité des P.E.V.

Si les résultats des différents auteurs sont homogènes, quant à la topographie des réponses évoquées,les latences et les polarités du P.E.V. qu'ils décrivent, sont loin d'être homogènes, mais les techniques de recueil sont différentes.

KIMURA (1962) au moyen de micro-électrodes enregistre un potentiel comprenant une petite onde positive surface suivie d'une onde négative dont la latence est de 22 à 25 msec ., il précise qu'il existe un renversement de polarité à 300 microns.

LIBOUBAN (1964) utilisant des macro électrodes (de surface) obtient un potentiel évoqué biphasique (+ -) où l'onde positive est prédominante. Au point où l'amplitude est la plus grande, la latence du début de l'onde positive est de 25 msec .. Autour de ce point, les amplitudes décroissent rapidement, l'onde négative s'atténue, et les latences passent de 30 à 50 msec . ROSE (1968) recueille en monopolaire surface un potentiel évoqué constitué d'une onde positive de faible amplitude suivie d'une grande onde négative biphasique, leurs latences sont respectivement 31 et 47 msec.

MARES et VITOSA (1972), là encore en monopolaire surface recueillent à la surface de la dure-mère une succession d'ondes de polarités alternées, la première étant négative, de latence 33,4 + 1,8 msec , elle est suivie d'une grande onde positive dont la latence est de 47,1+0,7msec.MONTERO et coll. (1973) par la technique de " potential field " enregistrent à une profondeur de 300 à 400 microns une onde essentiellement négative. Les plus courtes latences (32 msec)

sont obtenues dans la région postero-centrale de l'aire réceptrice, région autour de laquelle les latences augmentent progressivement jusqu'à 43 à 48 msec.

Les polarités du P.E.V. que nous avons recueilli en transcorticale sont donc superposable à celles de LIBOUBAN, ne s'éloignent de ceux de MARES et VITOSA que par l'absence d'une onde négative précoce, précédant la grande onde positive. Nous n'avons recueilli cette onde que de façon inconstante et, outre son inconstance, la variabilité apparente de son début et sa faible amplitude ne nous ont pas permis d'en mesurer de façon précise les latences.

Par contre, les polarités semblent inversées par rapport à celles que ROSE, KIMURA et MONTERO ont décrites. Pour ces deux derniers auteurs, il est possible d'attribuer ce désaccord à la différence de technique, la micro électrode, ce, d'autant que KIMURA a précisé qu'il existait un renversement de polarité à la profondeur de 300 microns. CREEL et coll. (1970) décrit des potentiels évoqués moyens recueillis à la surface de la dure-mère . Ceux-ci comportent cinq ondes dont les latences sont respectivement PI: 24 m sec, NI :34 m sec, P2 : 54 m sec, N2 : 76 msec, P3 : 105 msec , N3 : 155m sec où les ondes NI et P2 présentent la plus forte amplitude. La latence de P2 est semblable à la latence que nous avons mesurée (54 msec).

Il semble donc que la transcorticale recueille essentiellement cette onde positive et il est particulièrement intéressant de constater que les décharges cellulaires enregistrées ne sont synchrones qu'avec cette seule onde. Quant à l'onde négative qui la précède, rappelons qu'elle a été attribuée par de nombreux auteurs à l'arrivée des afférences géniculo-corticales.

c) Les phénomènes tardifs

1°/ L'accident positif-négatif constaté a une latence variable comprise entre 160 et 250 m sec peut être rapproché de la première des " slow repetitive responses " décrites par KIMURA (1962) qui consiste en des ondes positives-négatives surface apparaissant après un intervalle de 160 à 240 m sec. Cet auteur recueillait ce type de réponse sur des rats non anesthésiés au moyen d'électrodes implantés lors des stimulations par flash, cette réponse labile n'apparaissait que lorsque l'animal était " habitué au flash "

elle était supprimée par un stimulus nouveau et par une stimulation de haute fréquence du tronc cérébral. KIMURA a montré que les ondes négatives étaient atténuées de façon plus importante que les ondes positives par l'anesthésie au nembutal. Sur nos animaux soumis à une anesthésie légère au nembutal, seule la première de ces réponses multiples semble apparaitre avec netteté. Nous avons vu que sa polarité était essentiellement positive.

2°/ Une " after discharge " a aussi été recueillie par PICKENHAIN et KLINGSBERG (1965), CREEL et coll. (1970) ce, en désaccord avec MARES et VITOSA (1972).

d) Corrélations entre les décharges cellulaires et les ondes

Les corrélations entre les activités cellulaires et les différentes ondes du P.E.V. ont été étudiées par de nombreux auteurs. Aucun travail de ce type n'ayant à notre connaissance été réalisé sur le rat, nous ne citerons que trois études faites sur le chat.

FOX et O'BRIEN (1965) et FROMM et BOND (1967) comparant ces deux types d'activités évoquées montrèrent que l'activation neuronale est simultanée avec la composante de surface positive du P.E.V. tandis qu'il existait un silence neuronique (une inhibition) pendant la phase négative.

CREUTZFELD et coll. (1972) reprenant ces travaux montrent que les cellules corticales présentent une grande variété de réaction; il distingue d'abord :

- d'une part, l'activité des fibres géniculo striées, ces fibres sont authentifiées par leur type de champ récepteur, (champ récepteur identique aux cellules du C.G.L.) l'activité des fibres du type " on-center " précède considérablement le grand pic positif du P.E.V. (onde III) et coïncide avec la petite onde positive surface (onde I).

- d'autre part, les cellules corticales, celles qui présentent une excitation suivie d'une inhibition ne représentent qu'un tiers de la popula-

tion des cellules dont la décharge est modifiée par les stimulations lumineuses (les deux autres tiers étant d'abord inhibées).

Parmi ce groupe :

- certaines (type Ia) présentent des EPSP qui apparaissent simultanément avec la première déflexion positive ; le premier pic d'excitation est atteint au cours de la petite déflexion négative (onde II); la grande onde positive (onde III) coïncide avec la première période d'inhibition.

- d'autres, (type IIb) ont une période de décharge qui commence plus tardivement (latence 16 m sec), qui dure plus longtemps et qui est grossièrement synchrone de l'onde III.

Quant au groupe des cellules primitivement inhibées (soit les 2/3 de la population neuronique) l'inhibition primitive a une latence de 15 à 20 msec et s'étale pendant la durée de l'onde positive.

Ces résultats s'opposent donc, en grande partie, à ceux de FOX et O'BRIEN et à ceux de FROMM et BOND, CREUTZFELD et coll. pensent que ces derniers doivent avoir inclus dans leur travail un grand nombre de fibres géniculo corticales puisqu'en extra cellulaire et sans exploration du champ récepteur, une distinction suffisante entre les cellules et les fibres afférentes n'est pas possible.

Dans ce travail, nous n'avons enregistré aucune activité cellulaire qui soit synchrone avec les ondes très précoces du P.E.V. et qui pourraient donc correspondre aux afférences géniculo-corticales, ni aucune cellule qui paraisse inhibée pendant la phase positive du potentiel évoqué.

Rappelons qu'aucune des activités cellulaires que nous ayons recueillies n'a été enregistré sur bande magnétique.

Les seules activites cellulaires que nous ayions enregistrées avaient un pic de décharge correspondant à l'onde positive du potentiel évoqué, elles peuvent être rapprochées des cellules de type IIb de CREUTZFELD.

Au terme de cette étude, deux remarques peuvent être faites, dès que l'on compare ces résultats à ceux obtenus dans d'autres espèces animales telles le chat :

- la première, concerne la précision des limites de l'aire visuelle, une diffusion des réponses, hors de cette zone, parait restreinte voire inexistante.

- la seconde, la longue latence des réponses visuelles chez le rat.

1°/ La localisation relativement étroite des projections visuelles

au niveau cortical chez le rat même lorsque l'anesthésie barbiturique est peu importante s'oppose aux nombreux sites de recueil des réponses visuelles chez le chat (MEULDERS 1970).

En effet, chez le rat, d'une part, les limites de l'aire visuelle primaire apparaissent relativement abruptes et ne débordent que sue SII (LIBOUBAN 1964), d'autre part, aucune réponse n'a été jusqu'ici recueillie dans d'autres régions. Alors que chez le chat, des projections ont été mises en évidence en des points non primaires, dans les zones antérieures et postérieures du gyrus supra sylvien (zones associatives) - BUSER, BORENSTEIN et BRUNER 1959 , BUSER et BORENSTEIN 1959 , au niveau du gyrus marginal antérieur - LIBOUBAN et JUTIER 1961 , du cortex orbitaire - IMBERT et LANDAU 1967 , et péri crucié - BUSER et COLL. 1968 .

2°/ Les latences du P.E.V. chez le rat (41 m / sec) paraissent très longues

comparées à celles du chat (26 + 2 m / sec LIBOUBAN et JUTIER 1961, 21 + 1,8 m / sec. ROSE et coll. 1972) où les voies visuelles sont cependant plus longues; elles constituent, chez le rat, les latences sensorielles les plus longues par rapport aux autres modalités sensorielles. Différents facteurs pourraient rendre compte de cette augmentation des latences.

Nous envisageons successivement : le délai rétinien, le temps de conduction dans les voies optiques, enfin, les anomalies des voies visuelles centrales maintenant bien connues chez les Albinos.

Signalons chez la souris, la latence du P.E.V. de 21 à 42 m sec (WOOLSEY 1967)est également particulièrement longue, compte tenu de la petite taille de cet animal.

A 1. Le délai rétinien

MARES et VITOSA (1972) ont comparé des potentiels évoqués par flash à ceux obtenus par stimulation électrique directe du nerf optique.

Alors que par stimulation directe , la latence de la première onde positive est de 12,2 + 0,8 : m sec,la latence de cette même onde lors du flash est de 47,1 + 0,7 dans les conditions expérimentales de ces auteurs. Ils attribuent à la rétine le rôle décisif pour la longue période de latence aux réponses aux stimulations adéquates.
Ce délai rétinien de 34,9 m sec apparait plus long que celui du chat (26 m sec pour LIBOUBAN et JUTIER - 1961 -)

B 1. Le temps de conduction au niveau des voies optiques

Les seules notions que l'on retrouve dans la littérature sont les vitesses de conduction du nerf optique (vitesse de 10 m sec par KIMURA 1962) ou des études plus fines qui s'attachent à ses différents contingents (dont les vitesses de conduction s'étalent entre 2 et 22 msec : SUMITOMO et coll. 1969 a et b).

Ces vitesses sont lentes et paraissent encore plus lentes lorsqu'on les compare à celles du chat : (de 16 à 70 msec pour GRANIT 1958)

Cependant compte-tenu des distances plus à parcourir, ce facteur parait relativement secondaire.

C1 Les anomalies des voies visuelles constatées chez les animaux albinos

Elles sont connues depuis les observations de LUND (1965) qui a d'abord montré que seuls les rats pigmentés ont des fibres optiques qui se terminentdans le colliculus supérieur ipsilatéral. Des projections rétino géniculés anormales ont été ultérieurement décrites chez le chat siamois par GUILLERY (1969) et HUBEL et WIESEL (1971) et le furet (GUILLERY 1971), anomalies retrouvées par GIOLLY et CREEL (1973) au niveau des projections optiques primaires du cobaye. Ces travaux anatomiques ont montré que les fibres optiques non croisées de l'albinos sont réduites en nombre et présentent une distribution anormale sur les noyaux optiques.

Ces anomalies anatomiques ont-elles un retentissement électrophysiologique?

Des données chiffrées précises ont été rapportées par CREEL 1970 dans différentes espèces de rat. Ainsi, chez le rat albinos, les potentiels évoqués présentent des latences augmentées de 3 à 5 msec (3 msec. pour P1 et N1, 5 msec. pour P2) et l'amplitude des réponses homolatérales est diminuée. CREEL attribue ce retard constaté chez l'albinos à des phénomènes rétiniens, (sans exclure d'autres mécanismes). Ce retard parait, en réalité, n'être qu'un élément accessoire. Que la latence du pic de l'onde P2 soit 54 msec chez le rat albinos, ou 49 msec chez le rat pigmenté, comparée à la latence du chat, elle reste élevée.

En définitive, ne pouvant retenir ni les anomalies des voies visuelles, ni un retard dû au temps de conduction dans les voies optiques, la distance à parcourir étant modeste, le délai rétinien parait le facteur le plus important pour expliquer la longueur des latences des P.E. visuels chez le rat.

B. ETUDES ANATOMIQUES

La référence essentielle quant aux aires architectoniques du rat est celle de KRIEG(1946). KRIEG utilise une numérotation semblable à celle que BRODMAN utilisait chez les primates.

I°- A suivre KRIEG (planche IA) l'aire pariétale que l'on peut faire correspondre à SI dans le langage contemporain correspond essentiellement

- à tout ou partie de l'aire 3 (caractérisée par cet auteur comme riche en grandes cellules pyramidales, mais comportant une couche IV).

- et aux aires 1 et 2 (les seules dans lesquelles les couches II et IV occupent le tiers de l'épaisseur du cortex).

Dans la région pariétale, KRIEG décrit également

- une aire 7 (aire pariétale supérieure) de petite taille, placée en arrière des aires 3- 1- 2, en " sandwich " entre la partie dorsale et interne des aires pariétales primaires et la région occipitale et dans laquelle les couches II et IV n'ont plus que la moitié de leur épaisseur dans l'aire 2.

- ainsi qu'une aire 40, coincée entre la partie caudale et externe de l'aire 2 et le cortex insulaire, et où l'on constate la même réduction des couches II et IV.

II° - Dans la région occipitale, l'aire 17 ou aire striée, est l'aire qui contient le plus petit nombre de fibres myélinisées comparativement aux autres aires de réception sensorielle. Cette aire est longée sur son bord interne d'une bande étroite, l'aire 18 de BRODMAN. Quant à l'aire 18b, placée sur le bord externe de l'aire 18, seule sa topographie a permis de la comparer à l'aire 18 de BRODMAN.

III° - Dans la région temporale, l'aire auditive, (aire 41) est bordée en avant et en dehors par l'aire 20 (ou aire temporale)

KRIEG affirme que " l'un des principes fondamentaux de l'architecture corticale est la tendance que présente une aire à s'associer avec une autre. Certaines s'étendent directement, tandis que d'autres établissent des interconnexions ". Chacune des aires primaires est ainsi entourée (ou bordée sur un côté) d'une aire secondaire sur laquelle elle se projette. Les aires secondaires des régions somesthésiques pourraient ainsi constituer les aires 7 et 40, l'aire secondaire visuelle l'aire 18, l'aire auditive secondaire l'aire 20. Quant aux zones concentriques ultérieures se différentiant en aires sensorielles psychiques, telle l'aire 19 pour le système visuel, il semble n'en exister aucun germe chez le rat.

Les connexions entre les aires. L'aire 7 pourrait constituer un " terrain de rencontre " pour les sensations visuelles et somesthésiques et l'aire 18a; le lieu de rencontre des sensations visuelles et auditives. Enfin, entre les aires primaires et les aires d'association, une petite " fente triangulaire " est laissée, formant une base potentielle pour les associations entre les trois principales modalités sensorielles, c'est l'aire 39 dont l'extension réalisera la grande pariétale d'association.

En somme, KRIEG décrit des aires associatives chez le rat, celles-ci restent de taille réduite par rapport aux aires de projection primaire, ces dernières recouvrant la presque totalité du cortex sensoriel.

LASHLEY (1941 et 1950) fait également apparaitre , entre l'aire visuelle et auditive une région T qu'il suppose être chez le rat, l'homologue de l'aire temporale d'association du singe.

Devant la difficulté pour trouver d'autres références anatomiques chez le rat, il nous parait utile de recourir à la souris où les travaux sont nombreux. Nous ne citerons que quelques références.

- Le premier travail de ROSE (1912) où l'aire pariétale correspond aux aires 22, 7 et aux portions caudales des aires 1, 3 et 5. dans la terminologie de cet auteur.

- Celui de LORENTE de NO (1922 - 1938) qui fut un des premiers à très bien décrire les afférents thalamiques au cortex cérébral et en particulier les zones de projection somesthésique. Il décrit ainsi une région des " glomeruli " qu'il localise dans l'aire 22 de ROSE.

- Quant au 2° travail de ROSE, également réalisé sur la souris, mais avec une terminologie différente, KRIEG, lui-même, propose la corrélation suivante :

l'aire 1 correspondant à l'aire T1 de ROSE, l'aire 2 avec Pc et la portion caudale de T1, l'aire 2a avec T2, les aires 3 et7 avec Par et les aires 4 et 6 avec P raecag.

EN CONCLUSION,

Les travaux anatomiques, essentiellement ceux de KRIEG, ont montré que le cortex du rat, malgré son niveau relativement bas dans l'échelle des mammifères, est déjà hautement différentié. La cytoarchitectonie permet à cet auteur de distinguer de nombreuses aires de structures différentes; pratiquement, toutes les aires corticales,présentes chez l'homme, peuvent être retrouvées. Ainsi , ces aires ne se multiplieraient pas dans les espèces supérieures, seules leur étendue et leur complexité s'accroîtraient.

C. LES AIRES CORTICALES ASSOCIATIVES

Depuis les travaux de FLECHSIG (1896),on admet que toute aire de projection primaire est annexée à une aire gnosique, psycho-sensorielle au niveau de laquelle, les influx sont élaborés et associés à d'autres incitations nerveuses et dont l'ablation entraine une agnosie pour la sensorialité considérée.

Du point de vue électrophysiologique, on considère comme aires associatives, les aires non primaires au niveau desquelles, des réponses à plusieurs stimulations périphériques peuvent être obtenues (BUSER 1957).

Le type d'anesthésie apparait très important dans leur définition topographique, les anesthésies les plus utilisées étant l'anesthésie barbiturique légère ou l'anesthésie au chloralose. Ce dernier type d'anesthésie a permis à AMMASSIAN (1954) puis à ALBE-FESSARD et ROUGEUL (1956 et 1957) de décrire chez le chat, dans le cadre de la somesthésie, quatre foyers d'activités non primaires et associatives. Ceuc-ci sont respectivement localisés dans la partie antérieure du gyrus marginal, dans le gyrus sigmoïde antérieur et dans le gyrus supra-sylvien où deux foyers sont décrits, l'un antérieur, l'autre postérieur.

BUSER et BORENSTEIN (1956)ont montré qu'il était possible de recueillir des réponses secondaires dans le gyrus supra-sylvien du chat curarisé non anesthésié, non seulement pour des stimulations somesthésiques mais également pour des stimulations auditives et visuelles.

Cette zone devenait ainsi une zone de convergence poly-sensorielle.

L'étude de la systèmatisation des réponses associatives du chat a suggéré l'existence d'un second type de système de projection (HIRSCH et coll. 1961; BENOIT et coll. 1962 ; HIRSCH et HIRSCH 1965).

Celui-ci est défini par des réponses à longue latence , dont la topographie plus diffuse, déborde largement en arrière le cortex , dit, associatif. Outre la latence (30 à 40 msec pour la patte antérieure), latence semblable pour les stimulations homo et controlatérales, ces réponses sont caractérisées par leur faible amplitude qui nécessite des procédés d'intégration, une grande labilité, une sensibilité aux variations des niveaux d'activité de fond, enfin par leur diffusion à la surface du cortex (aussi bien associatif que primaire) et leur absence de somatotopie.

Existe -t-il des aires corticales associatives chez le rat?

Bien qu'il soit devenu classique d'affirmer depuis les travaux de FLECHSIG que seuls l'homme et les mammifères dont l'écorce cérébrale est plissée possèderaient des territoires corticaux 3 destinés à associer et à combiner de mille manières les résidus sensoriels pour en faire des processus psychiques d'une complexité extrême " (CAJAL 1911). De telles aires ont été décrites par CAJAL chez la souris et surtout par KRIEG (1946) chez le rat (chap. II).

Les travaux électrophysiologiques ne s'opposent pas en général, à l'existence de zones associatives , définies chez le rat comme elles sont dans d'autres espèces, bien que, sur le diagramme de représentation publié par WOOLSEY en 1952 (pl. IB4), on peut constater qu'aucune place n'est laissée vacante entre les aires de projection de modalités sensorielles différentes (visuelle , auditive et somesthésique) qui sont juxtaposées. Seules les projections somesthésiques sont signalées.

Outre une aire frontale associative (que nous n'avons pas étudiée), LIBOUBAN (1964) décrit pour la première fois des réponses associatives chez le rat, dans l'aire pariétale (pl. IID) ; elle leur attribue les caractéristiques suivantes : une latence plus longue que celle des activiyés primaires, un seuil plus élevé , une fatigabilité extrême, une grande sensibilité aux anesthésiques, excepté le chloralose et enfin le caracrère de convergence qui nous semble à nous aussi indispensable. Ces caractères sont ceux que nous avons retrouvés (chap. IA).

Les convergences réalisées par le recouvrement de zones répondant à des afférences somesthésiques variées ne se limitent pas à l'aire somatique SI ni à son pourtour immédiat puisqu'elles ont été également retrouvées au niveau du lobe occipital où elles ont été confirmées par les études unitaires. Ces différentes zones corticales présentent bien un caractère de cortex associatif puisqu'en un même point, des réponses peuvent être obtenues lors des stimulations de nerfs différents. Ce caractère associatif ne se limite pas à la somesthésie, des réponses aux stimulations visuelles ayant été obtenues au niveau du cortex occipital.

Devant l'amplitude relativement importante des réponses non focales et leur latence également relativement courte, il ne semble pas que nous puissions en faire l'homologue des réponses à longue latence que HIRSCH et coll. (1961) avaient décrites chez le chat.

L'utilisation de transcorticales nous permet d'éliminer un phénomène de diffusion de type électronique que l'on aurait pu envisager devant la courbure de cet hémisphère de petite taille.

Notre sentiment est ainsi qu'il existe, en plus d'une zone focale pour chacune des modalités sensorielles (et en particulier pour SI somatotopique), une zone " intermédiaire " située en arrière du bregma dont les caractères nous semblent principalement ceux d'une convergence entre diverses modalités somatiques, enfin une zone plus postérieure dont les caractères associatifs sont renforcés par les convergences somatiques, visuelles et peut-être auditives. Ces dernières, interactions entre réponses visuelles et auditives ont été mises en évidence par MYSLIVECECK (1970).

Nous pensons donc que le rat n'est pas dépourvu de zones associatives, même si, pour cela, il utilise une partie des"aires spécifiques". Cependant, l'essentiel des zones que nous considérons comme " aires intermédiaires " dans le présent travail se superpose, au moins en partie avec les aires 7 et 39 de KRIEG (1946) , et notre aire " associative " tendrait à déborder sur les aires 18 et vraisemblablement 17 .

Quelles sont les structures susceptibles d'être responsables de l'activation des aires associatives?

Si les réponses les plus focales rendent compte de l'activation des voies spécifiques provenant du complexe ventrobasal, les aires associatives n'étant pas considérées comme directement reliées avec les organes sensoriels périphériques, deux types d'afférences peuvent être envisagées :

- corticales, pouvant être intra-hémisphériques ou / et interhémisphériques

et

- thalamiques, provenant des noyaux d'association ou du système réticulaire thalamique.

Selon les théories de FLECHSIG, les aires associatives constituent une projection corticale des aires primaires. De telles interconnections corticales ont effectivement été mises en évidence par de nombreux anatomistes. Ainsi, CAJAL (1911) décrit,chez la souris, des fibres intracorticales qui quittent les aires primaires après que celles-ci aient reçu leurs afférences spécifiques, ce qui rendrait compte de la formation secondaire des aires associatives. Récemment, KAWAMURA (1973) a montré chez le chat que de nombreuses fibres qui prennent leur point de départ dans les aires primaires rejoignent les aires primaires les plus proches ainsi que les aires associatives. La technique des pointes strychniques est une technique ancienne (DUSSER de BARENNE et Mc CULLOCH , 1938) pour analyser ces connections intercorticales.

Chez le chat, dont les aires associatives ont été l'objet de nombreuses études, les réponses persistent dans ces aires lors de l'ablation du cortex primaire (ALBE-FESSARD et ROUGEUL 1956),d'où la nécessité de recourir aux structures sous-corticales, c'est-à-dire le thalamus et ses différents noyaux. Plusieurs noyaux thalamiques peuvent être mis en cause, en effet, " les réponses somatiques n'apparaissent limitées au complexe ventro-basal que lors des anesthésies barbituriques profondes " (ALBE-FESSARD et KRUGER 1962). Des réponses ont été obtenues au niveau de plusieurs noyaux thalamiques soit sous anesthésie barbiturique légère, soit lors de l'emploi d'un anesthésique

qui possède des propriétés convulsivantes, le chloralose.

Parmi ces noyaux, àprojection néocorticale, il a été démontré anatomiquement que les noyaux dits d'association, noyaux dépourvus d'afférences sous-thalamiques ou groupe intrinsèque de ROSE et WOOLSEY (1949) se projettent sur les aires associatives. Cependant, ALBE-FESSARD et ROUGEUL (1956) ayant retrouvé des latences relativement longues au sein de ces noyaux ont été conduits à les exclure comme relais possibles dans l'activation précoce des aires associatives.

Essentiellement sur des arguments fondés sur les latences, ALBE-FESSARD et ROUGEUL (1956 - 1958), ALBE-FESSARD et coll. (1962), ALBE-FESSARD et KRUGER (1962) ont insisté sur le rôle de structures qui appartiennent, enprincipe, au système diffus : le complexe centre-médian - noyau parafasciculaire; celui-ci pourrait être sollicité soit directement par le noyau spécifique homolatéral (V.P.L.) soit par les neurones provenant du noyau giganto cellulaire d'OLSEWSKI qui pour ces auteurs semble être le relai vers le centre médian du thalamus d'au moins une partie des afférences.

Signalons cependant, que dans le cadre de l'étude des systèmes associatifs, BUSER et coll. constatent que des destructions étendues de la réticulée diencéphalique laissent subsister les réponses associatives. Aussi, pour ces auteurs, les afférences des noyaux thalamiques associatifs proviendraient directement du relai thalamique primaire.

Des réponses ont été également obtenues au niveau du complexe postérieur du thalamus : WHITLOCK et PERL (1959), POGGIO et MOUNTCASTLE(1960), KRUGER et ALBE-FESSARD (1960).

Les afférences de ce groupe appartiennent à plusieurs modalités sensorielles, sont diffuses et non somatotopiques. Par ailleurs, ses projections, bien que multiples, se dirigent essentiellement vers le cortex associatif proximal. Ainsi, pour GRAYBEL (1973), ces noyaux constitueraient le relai principal d'un système intermédiaire entre le système lemniscal paucisynaptique, unimodal et somatotopique et le système multisynaptique réticulaire.

Les études que nous venons de citer ont été réalisées sur les noyaux thalamiques du chat. Les analogies faites entre espèces différentes sont-elles licites? ROSE et WOOLSEY (1949) ont décrit l'évolution qui se dessine, au niveau thalamique comme au niveau cortical, des rongeurs aux carnivores puis aux primates. La caractéristique essentielle de cette évolution est la part de plus en plus grande prise par les secteurs d'association. Cependant, on ne peut exclure au cours de cette évolution des modifications dans l'organisation fonctionnelle des aires associatives.

Chez le rat, lors de l'étude des structures diencéphaliques, LIBOUBAN (1964) a obtenu les latences les plus courtes dans le complexe ventrobasal. La somatotopie qui y était retrouvée n'excluait pas des convergences somesthésiques, les afférences étaient exclusivement controlatérales. Des latences courtes étaient retrouvées dans d'autres noyaux ainsi, dans le complexe postérieur du thalamus, la latence des réponses, qui étaient caractérisées par leur absence de somatotopie, n'est guère plus longue que celle qui est obtenue dans le complexe ventrobasal, cette structure a été reconnue comme siège d'hétéroconvergences somatiques, auditives et visuelles. Le complexe centre- médian - noyau parafasciculaire -, où les réponses sont bilatérales, et les latences supérieures, est également le siège de convergences multisensorielles, somesthésiques, auditives et visuelles (ALBE-FESSARD et MALLARD 1960). Il existe également de telles convergences dans le noyau prétectal, de grande dimension, chez les rongeurs, les latences y sont très courtes, mais la très grande latence des potentiels obtenus en SI lors de la stimulation de ce noyau ne permet pas d'envisager une liaison entre cette structure et SI (LIBOUBAN 1964).

Quelque soient les voies que l'on peut envisager à la lecture de la littérature et que nous n'avons pas étudié nous-même, ce travail nous permet d'insister sur ces phénomènes d'interconnections qui ne nous permettent plus de représenter le cortex comme une mosaïque de centres isolés les uns des autres. Ce type de conception se retrouve dans les études anatomiques, comportementales et cliniques.

D. LA REPRESENTATION DES VIBRISSES

L'intérêt du problème des aires associatives du rat est encore rehaussé par le fait que l'extension des projections somatiques vers l'arrière des hémisphères n'a été constatée dans les années récentes,que, du point de vue, de la projection spécifique des vibrisses de la lèvre supérieure ou vibrisses " mystaciales " * Ces longues vibrisses faciales qui sont animées d'un mouvement répétitif de protraction et de rétraction contre les objets et les surfaces lorsque les rats explorent leur environnement, constituent un appareil de détection très particulier dont l'importance fonctionnelle est attestée, d'une part,par la richesse de leur innervation (STRAILE 1960-1961 PATRIZI et MUNGER 1966), et, d'autre part,par les études de comportement (VINCENT 1912, ZUCKER et WELKER, 1969).

WOOLSEY Jr., en 1967, étudiant la souris, montre, à partir de stimulations naturelles cette fois, que les projections somatiques et principalement faciales mettent en activité les 2/3, sinon plus, du cortex cerébral supero-lateral, celles-ci se superposent sur une grande partie des aires de projection visuelles et auditives. Grâce à des coupes histologiques particulièrement soignées, cet auteur montre que la plus grande partie de cette projection somatique correspond à une structure particulière à la couche IV : " cell-dense net " ou " honeycomb ", qu'il identifie aux " glomeruli " de LORENTE de NO, donnant ainsi une base anatomique à la considérable étendue des projections somatiques.

Quelques années plus tard, toujours sur la souris, WOOLSEY et Van der LOOS (1970) font une étude précise de cette structure particulière à laquelle ils donnent cette fois, le nom de " baril ". Ils décrivent, en effet, une paroi circulaire ou ovale, riche en corps cellulaires, une lumière centrale, et même un fond supérieur. Ces barils sont disposés dans la

* Ce mot a été emprunté à l'anglais devant l'absence d'équivalent en langue française; ce qui nous a paru licite devant l'origine du mot " moustache : bas grec " mustaki, grec ancien mystax, lèvre supérieure.

couche IV avec un axe perpendiculaire à la surface, et sont placés côte à côte, " comme dans une brasserie ". Cette structure a été précisée récemment par PASTERNAK et WOOLSEY (1975).

Ces barils ont été retrouvés dans de nombreuses espèces animales porteuses de vibrisses, mais non dans toutes. Ils ont été ainsi décrits chez le rat kangourou, le gerbille, le chinchilla, le cobaye (WELKER 1970), chez certains marsupiaux (WELLER 1972), chez le tatou (ROYCE 1973). Chez le rat, il est relativement difficile de les mettre en évidence sans recourir à certaines manipulations (WELKER 1971, FELDMAN et PATTERS 1974, WELKER et WOOLSEY 1974).

Van der LOOS et WOOLSEY (1973) ont apporté l'argument le plus convaincant pour soutenir l'existence d'un lien entre les vibrisses et une partie des barils les plus postérieurs en montrant que la destruction du revêtement cutanéomuqueux labial supérieur à la naissance entraine une non formation de ces barils.

Enfin, chez le rat, C. WELKER (1971), après avoir montré que chacune des vibrisses mystaciales se projette sur un petit locus très précis, de 0,6mm^2 au niveau duquel il n'existerait pas le moindre recouvrement, chacun des neurones de ce locus n'étant activé que par une seule vibrisse qui serait la vibrisse spécifique de ce locus - soutient que chacun des barils peut être mis en jeu individuellement par la stimulation d'une seule vibrisse. Pour ce même auteur, le champ cortical des vibrisses (planche II E) occuperait près du tiers de la surface de SI.

Ces faits s'ajoutant aux nôtres, introduisent la notion d'une zone de représentation hautement spécifique (celle des vibrisses mystaciales) au sein d'une zone que nous avons décrite comme zone de convergence et qui pourrait correspondre à notre zone intermédiaire.

- C O N C L U S I O N S -

Pendant plusieurs décennies, les anatomistes puis les électrophysiologistes se sont attachés à préciser les contours et les limites des aires sensorielles primaires. Ces travaux ont abouti à représenter l'écorce cérébrale comme une mosaïque de centres isolés les uns des autres. C'était déjà la conception exprimée par PAVLOV.

Cependant, les données comportementales puis anatomiques et électrophysiologiques ont mis en évidence une certaine dépendance fonctionnelle entre les aires et des phénomènes d'interaction entre territoires fonctionnels distincts. Les techniques anatomiques ont montré des connexions entre aires néo-corticales d'un même hémisphère et entre les points symétriques des deux hémisphères (voies transcorticales longues et courtes, connexions intra-corticales, voies interhémisphériques).

De nombreux auteurs ont insisté sur le développement phylogénétique des aire associatives et des noyaux thalamiques dits d'association dont elles dépendent et dont l'importance croît avec la position de l'animal dans l'échelle des mammifères. Les projections thalamocorticales ne se limitent pas dans le cadre de la somesthésie à ces noyaux dits d'association, les noyaux non spécifiques à projection diffuse et les noyaux du complexe postérieur du thalamus se projettent également sur les aires associatives.

Les aires associatives du Rat sont limitées, sur des bases anatomiques (KRIEG, 1946), à d'étroites bandes corticales entourant incomplètement les aires primaires. Une notion voisine se retrouve dans les travaux électrophysiologiques portant sur cette espèce. Si sur la première carte proposée par WOOLSEY et Le MESSURIER, aucune place n'était laissée vacante entre les territoires primaires pour d'éventuelles aires associatives, dans le schéma proposé par WOOLSEY quelques années plus tard, des régions corticales apparaissent entre les aires primaires, mais restent très restreintes.

LIBOUBAN décrit ultérieurement deux aires associatives (aire frontale et pariétale d'association); qu'elle situe en avant et en arrière de SI et

qui sont caractérisées par une convergence et une grande fatigabilité des réponses somesthésiques.

Nous avons utilisé une stimulation de nerf : nerf sous-orbitaire, plexus brachial et nerf sciatique, homo et contro-latéraux par des chocs électriques brefs et peu intenses sur un animal soumis à une anesthésie barbiturique légère. Cette étude a porté sur les deux-tiers postérieurs de la surface supéro-externe des hémisphères cérébraux; nous avons enregistré et filmé à la fois les potentiels évoqués recueillis au moyen d'un couple trans-cortical d'électrodes et les activités cellulaire recueillies par des micro-électrodes de verre, celles-ci étant provoquées par nos stimulations. Ce travail a été réalisé chez l'animal adulte (de deux à trois mois) privé de sa vue dès la naissance par énucléation et enfin chez le rat nouveau-né.

Des réponses somesthésiques ayant été obtenues au niveau du cortex occipital, il nous a semblé utile de préciser les relations topographiques entre les réponses évoquées somesthésiques et les réponses évoquées visuelles. Nous avons ainsi été amené à étudier les activités évoquées visuelles (potentiels évoqués et activités unitaires) par la stimulation à l'aide de flash de l'oeil controlatéral.

Les caractéristiques des réponses évoquées par les stimulations somesthésiques controlatérales (latence des potentiels évoqués et des activités unitaires, amplitude et fatigabilité des potentiels évoqués) nous ont permis de décrire de façon très schématique trois zones corticales d'étendue croissante :

1° - une très petite surface représente le point focal par rapport à la stimulation périphérique, aussi bien pour le membre inférieur, le membre supérieur ou la face. A ce niveau, l'amplitude des réponses est maximale et les latences sont les plus courtes. Ces représentations focales sont plaçées dans l'axe de la suture coronale : la patte postérieure est la plus proche de

la ligne médiane, la face est représentée en dehors et la patte antérieure, en position intermédiaire. On trouve là, les cellules que l'on pourrait appeler " spécifiques " c'est- à-dire ne répondant qu'à un seul territoire de stimulation somesthésique.

2° - chacun de ces points focaux est au centre d'une zone périphérique plus large mesurant quelques millimètres de diamètre, celle qui correspond à la face est de grande taille puisqu'elle s'étend jusqu'à 4 mm en arrière du plan passant par le bregma. Dans cette zone périphérique, les réponses évoquées sont moins amples, mais leurs latences restent très courtes. Ces trois zones périphériques qui correspondent à chacun des trois territoires de stimulation somesthésique se recouvrent mutuellement.

Ce recouvrement entre régions primaires doit être rapproché de la constation faite chez les rongeurs selon laquelle il n'existe pas de séparation nette, ni anatomique,ni électrophysiologique entre V.P.L et V.P.M; la face semble être représentée dans toute la structure du complexe ventrobasal controlatéral. La zone corticale ainsi définie correspond à l'aire SI telle qu'elle a été déterminée par les études électrophysiologiques précédentes, que les stimulations employées aient été des stimulus naturels ou des chocs électriques brefs.

Dans cette zone, les activités cellulaires peuvent répondre à un ou à plusieurs territoires somesthésiques.

3° - Lors des stimulations controlatérales de la face et de la patte antérieure, des réponses ont été également obtenues en dehors de la région périphérique, dans une région très étendue comprenant les aires occipitales.

L'amplitude de ces réponses est de l'ordre du cinquième par rapport aux réponses recueillies au point focal; les latences sont plus longues qu'au niveau des aires spécifiques, d'autant plus semble-t-il que l'électrode de réception est située plus loin du point focal.

Les cellules activées dans cette région par les stimulations périphériques se situent à la même profondeur que dans l'aire spécifique et répondent souvent à la stimulation de plusieurs territoires périphériques.

Les activités évoquées par les stimulations somesthésiques homolatérales,

à la différence de celles qui sont liées aux stimulations controlatérales, ne présentent pas une somatotopie évidente. Les seuils d'intensité de stimulation sont très proches pour les stimulations de la face homo et controlatérale sauf lorsque l'on considère les réponses obtenues dans la région focale pour laquelle on observe un seuil plus bas pour les stimulus controlatéraux.

La très grande extension des réponses homolatérales suggère que toute la zone corticale étudiée (sauf la région très proche de la ligne médiane) joue un rôle de cortex somesthésique associatif.

A l'extension corticale importante constatée dans le cadre de la somesthésie, s'oppose la faible extension des activités évoquées visuelles. Les seules régions activées par les flashes correspondent aux aires 17,18 et18a de KRIEG; c'est dans le même territoire qu'avaient été enregistrées des activités évoquées somesthésiques. Le cortex occipital apparait ainsi susceptible d'être activé par différents types de sensorialités.

L'étude de la maturation des activités évoquées somesthésiques nous a montré que les aires primaires (qui sont myélinisées les premières) présentent chez l'animal jeune les latences les plus courtes. L'étude de l'évolution des latences des potentiels évoqués nous a permis de comparer ce critère de maturation du rat à celle d'autres espèces animales, que celles-ci soient matures ou immatures à la naissance.

La même technique expérimentale a été utilisée chez l'animal privé de vision par énucléation pratiquée dès la naissance.

Les activités évoquées somesthésiques étaient semblables dans ce groupe à celles qui avaient été enregistrées dans le groupe d'animaux témoins,aussi bien au niveau du cortex somesthésique primaire qu'au niveau du cortex occipital.

La technique utilisée était donc, vraisemblablement , trop grossière pour mettre en évidence une éventuelle plasticité du système nerveux dans ce type de sensorialité, la somesthésie.

Ainsi, bien que le rat soit d'un point de vue anatomique considéré comme pratiquement dépourvu d'aires associatives, des processus d'association peuvent être décrits dans cette espèce. Ils ne se limitent pas,dans le cadre de la somesthésie, à un chevauchement d'aires spécifiques mais concernent une large surface qui s'étend loin en arrière sur le pôle occipital. L'aire visuelle apparait,dès lors, comme une zone associative multisensorielle.

- B I B L I O G R A P H I E -

1. AGHAJANIAN,G.K. and BLOOM F.E.
The formation of synaptic functions in developing rat brain.
Brain Research- 1967-6-716.727.

2. ALBE-FESSARD D. et ROUGEUL A. Relais thalamiques d' afférences somesthésiques aboutissant à certaines régions localisées du cortex associatif du chat.
J. Physiol. (Paris) -1956- 48- 370. 374.

3. ALBE-FESSARD D.
Activés de projection et d' association du néocortex des mammifères I° partie, les projections primaires.
J. Physiol. (Paris) - 1957- 49-521.588.

4. ALBE-FESSARD D. et A. ROUGEUL.
Activités d' origine somesthésique évoquées sur le cortex non spécifique du chat anesthésié au chloralose: Rôle du centre médian du thalamus.
Electroenceph. and clin Neurophysiol. 1958- 10- 131. 152.

5. ALBE-FESSARD D. et MALLART A.
Dualité des réponses du centre médian à la stimulation visuelle.
C.R.Acad. Sci. Paris. 1960 - 25 - 3.20.

6. ALBE-FESSARD D. and KRUGER , L.
Duality of unit discharges from cat centrum medianum in response to natural and electrical stimulation.
J. Neurophysiol. 1962 - 25- 3.20.

7. ALBE-FESSARD,D. ,BOWSHER,D. et MALLART,A.
Réponses évoquées dans la formation réticulée bulbaire au niveau du noyau gigantocellularis d' OLSZEWSKI. Rôle de ce noyau dans la transmission vers le centre médian du thalamus des afférences somatiques.
J.Physiol. (Paris) 1962- 54- 271.

8. AMASSIAN V.E. -Studies on organisation of a somesthetic association area including a single unit analysis
J. Neurophysiol - 1954- 17- 39

9. ANDERSEN P. and ANDERSSON S.A.Physiological basis of the alfa Rythm.
Appleton Century and Crofts - New York - 1968.

10. ARMSTRONG-JAMES M.A. - Spontaneous and evoked single unit activity in 7-day rat cerebral cortex.
J.Physiol. (London) - 1970 - 208 -[illegible]OP.

11. ARMSTRONG-JAMES M.A. and JOHNSON R. Quantitative studies of post natal changes in synapses in the rat superficial motor cerebral cortex.
Z.Zellforsch.- 1970 - 110- 559.568.

12. AXELRAD H. Développement de l' activité spontanée dans le néo-cortex du rat nouveau-né - Etude électrophysiologique unitaire, données morphologiques et comportementales.
Thèse Médecine - Paris 1973.

13. BARLOW H.B. and PETTIGREW J.D. Lack of specificity of neurons in the visual cortex of young kitten.
J.Physiol. (London) -1971 - 218 - 98.IOOP.

14. BENOIT O., HIRSCH, J.F., HUNGERFORD,D. et SCHERRER J. Réponses électro-corticales à longue latence chez le chat.
1962 -XXII° Congr. Iny. Sci. Physiol.LEIDEN:2.

15. BENOIT,O., HIRSCH,J.F. et HIRSCH J.C. Réponses corticales tardives chez l' animal chloralosé.
J.Physiol. (Paris) 1963 -55 - 197.198.

16. BERGER,H. Experimentell-anatomische Studien über die durch den Mangel opticher Reize veranlassten Entwicklung schemmungen im Occipitallappen des Hundes und der Katze.
Arch.Psychiat. 1900- 33- 521.567.

17. BERNSTEIN J.J. Relation of spinal cord regeneration to age in adult goldfisch.
Exp.Neurol. 1964 - 9- 1616174.

18. BISCONTE J.C. Histogenèse du système nerveux central chez le Rat.
Thèse Doctorat d' état sciences naturelles- 1973 -Montpellier.

19. BISHOP G.H. and CLARE M.H.
Sites of origin of electric potentials in striate cortex.
J.Neurophysiol. 1952 - 15 - 3 - 201.220.

20. BISHOP G.H. and CLARE M.
Sequence of events in optics cortex responses to volleys of impulses in the radiation.
J.Neurophysiol. -1953 - 16 -490.498.

21. BLAKEMORE,C. and COOPER G.
Developement of the brain depends on the spatial envoronment.
Nature- 1970 - 228 -477.478.

22. BONAVENTURE,N. et KARLI P.
Apparition au niveau du cortex visuel de potentiels évoqués d' origine auditive chez la souris privée de photorécepteurs.
J.Physiol. (Paris) 1968 -60 -407 P.

23. BREMER,F.
Les bases physiologiques de l' électroencéphalographie.
IV° congrès Neurologique International,
Rapports, Masson Ed. Paris, 1949 -1 -7.19.

24. BUSER,P. et BORENSTEIN P.
Réponses corticales "secondaires" à la stimulation sensorielle chez le chat curarisé, non anesthésié.
Electroenceph. Clin. Neurophysiol. 1956 - suppt. 6 - 89.108.

25. BUSER P.
Activités de Projection et d'Association du néocortex cérébral des mammifères. 2° partie, Activités d'association et d' élaboration, Projections non spécifiques.
J.Physiol (Paris) 1957 - 49 -589.656.

26. BUSER P. et BORENSTEIN P. Réponses somesthésiques, visuelles et auditives recueillies au niveau du cortex "associatif" supra sylvien chez le chat curarisé, non anesthésié.
Electroenceph. Clin Neurophysiol. 1959 II -2 - 285.304.

27.BUSER, P. , BORENSTEIN P. et BRUNER J. Etude des systèmes "associatifs" visuels et auditifs chez le chat anesthésié au chloralose.
Electroenceph. Clin. Neuraphysiol. 1959 - II - 305. 324.

28. CAJAL S.R.
Histologie du système nerveux de l' homme et des vertébrés. Tome II, 1911. Maloine Ed. Paris. 993 P.

29. CALEY D.W. et MAXWELL D.S.
Development of the blood vessels and extracellular spaces during Post natal Maturation of Rat cerebral cortex.
J.Comp. Neurol. 1969 - 138 -31.48.

30. CALVET J., HOLINGUE M.C., GUILLARD A. and SCHERRER J. Etude par électrodes transcorticales de certaines réactions d'arrêt du lapin.
Rev. Neurol. 1960 - 102 - 316.318.

31. CALVET J. et SCHERRER J.
Relation des décharges unitaires avec les ondes cérébrales spontanées et la polarisation corticale.
C.R.Acad.Sci. 1961 - 252 - 2297.2299.

32. CALVET J.
Comparaison de l' activité électroencéphalographique dérivée par électrodes de surface et par électrodes transcorticales.
J.Physiol. (Paris) 1962 - 54 - 2 - 308.309.

33. CALVET J., CALVET M.C. et SCHERRER J.
Etude stratigraphique de l' activité EEG spontanée.
Electroencephal. Clin.Neurophysiol. 1964 - 17 - 2 - 109.125.

34. CANNON W.F. and ROSENBLUETH A.
The supersensitivity of denervated structures
Mac millan, New York -1949 -pp - 1 -245.

35. CHOW K.L.
Failure to demonstrate changes in the visual system of monkeys kept in darkness or in coloured lights.
J.Comp.Neurol. 1955-597.606.

36. COHEN J., BOSHES.L.D. and SNIDER R.S.
Electroencephalographic changes following retrolental fibroplasia
Electroencephalo. Clin. Neurophysiol. 1961- 13 .914.922.

37. CONEL J.L.
The post natal development of the human cerebral cortex
Vol.I, The cortex of the New- born.1939.
Harward Univ. Press Cambridge Massachusetts.

38. CREEL D., DUTSMAN R.E. and BECK E.C.
Differences in visually evoked responses in albino versus hooded rats
Exper. Neurol. 1970, 29. 298. 309.

39. CREUTZFELD O.D., ROSINA.A. ITO.M.andPROBST.W.
Visual evoked response of single cells and of the EEG in primary visual area of the cat.
J. Neurophysiol. 1969, 32- 1127.139.

40. DAWSON G.D.
A summation technique for the detection of small evoked potentials.
Electroencephal.Clin. Neurophysiol. 1954, 6,65.94.

41. DEWAR A.J. and READING H.W.
A comparaison of RNA metabolism in the visual cortex of sighted Rats and Rats with retinal degeneration.
Exper.Neurol. 1973, (a) 40,216.231.

42. DEWAR A. J. and WINTERBURN A.K.
Metabolism of nuclear and cytoplasmic proteins in the visual cortex of sighted rats and rats with retinal degeneration.
Exper. Neurol. 1973(b), 41, 584-598

43. DRÄGER U.C.
Receptive fields of single cells and topography in mouse visual cortex
J. Comp. Neurol. 1975-160-269.290.

44. DUSSER DE BARENNE J.G.et Mc CULLOCH W.S.
Functional organisation in the sensory cortex of the monkey (macaca-mulatta).
J.Neurolphysiol. 1938 I, 68.86.

45. EAYRS J. and GOODHEAD B.
Post-natal development of the cerebral cortex in the rat .
J. Anat 1959- 93 -385.402.

46. FELDMAN M.L. and PETERS A.
A study of barrels and pyramidal dentritic clusters in the cerebral cortex.
Brain Research - 1974 -77- 55.è-.

47. FLECHSIG P.
Gehirn und Seele -Neurol Centralbl. 1895,
traduit en français par R.Y. CAJAL 1911-II-862.867.

48. FIFKOVA.E.
Changes in the visual cortex of rats after unilateral deprivation
Nature (London) 1968- 220- 379-380

49. FIFKOVA.E.
The effects of monocular deprivation on the synaptic contacts of the visual cortex.
J. Neurobiol. 1970- I-285.

50. FOURMENT A., JAMI , L.,CALVET,J. et SCHERRER J.
Comparaison de l'EEG recueilli sur le scalp avec l'activité élémentaire des dipoles corticaux radiaires.
Electroencéphal. Clin. Neurophysiol. 1965-19 -217.229.

51. FOX S. S. and O'BRIEN J.H.
Duplication of evoked Potentials waves forms by curve of probability of firing of a single cell.
Science - 1965 - 147 - 888.890.

52. FROMM G.H. and BOND H.W.
The relation between neuron activity and cortical steady potentials.
Electroencephal. Clin .Neurophysiol. 1967 -22 - 159.166.

53. GIOLLI R.A. and CREEL D.J.
The primary optic projections in pigmented and albino guinea pig: an experimental degeneration study.
Brain Research - 1973- 55- 25.400

54. GLOBUS A. and A.B. SCHEIBEL.
The effect of visual deprivation on cortical neurons:A Golgi study.
Exp. Neurol. 1967, 19.331 -345.

55. GOODMAN L..
Effect of total absence of function on the optic system of rabbits
Amer J. Physiol. 1932 - 100 - 46 . 63.

56. A.M. GRAYBIEL.
The Thalamo - cortical projection to the so-called Posterior Nuclear group: a study with anterograde degeneration methods in the cat.
Brain Research - 1973 - 49 - 229 - 244.

57. VON GUDDEN.B.

Gesammelte und hinterlassene Abhandhangen Wiesbaden.
(cité par GOODMAN.)

58. GUILLERY.R.W.
An. abnormal retinogeniculate projection in Siamese cat.
Brain Research 1969 -14 - 739 - 741.

59. GUTH.L et WINDLE.W.F.
The enigma of central nervous Regeneration.
Experimental Neurology 1970 - vol.28 n° 3 suppl.5 -p.1.43.

60. HALL.R.and LINDHOLM.E.

Organization of Motor and Somato Sensory Neocortex in the Albino Rat.
Brain Research. - 1974 - 66 - 23 - 38.

61. HIMWICH W.A.
Developmental Neurobiology. Charles C.Thomas edit.
Springfield.Ill.
1970 - 1 vol. 780p.

62. J.F.HIRSCH R.E.ANDERSON J.CALVET and J.SCHERRER.
Short andLonglatency Cortical Responses to somesthetic stimulation in the Cat.
Exper. Neurol. 1961 - 4 - 562 - 583.

63. HIRSCH.J.F., SACHS.H.,ARFEL.G.et BUISSON. FERREY.J.
Enregistrements transcorticographiques chez l'homme.
Rev. Neurol. Paris 1961 - 105 - 230 -235.

64. HIRSCH.J.F. et HIRSCH.J.C.
Systematisation des réponses dites associatives des gyrus marginal et suprasylvien du chat.
J. Physiol. Paris 1965 - 57 -250 - 25.

65. HUBEL D.H. and WIESEL T.N.
The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens.
J. Physiol. (London) 1970 - 206 - 419 - 436.

66. HUBEL D.H. and WIESEL J.N.
Aberrant visual projections in the Siamese Cat.
J. Physiol. (London) 1971 - 218 - 33 -62.

67. IMBERT M. et LANDAU A.
Analyse unitaire des projections sensorielles au niveau du cortex orbitaire.
J. Physiol. (Paris) 1967 - 59 -245.

68. JACOBSON S.
The study of intracortical relationships in the albino rat as demonstrated by the progress of myelinisation.
Anat. Rec. 1962 - 142 - 243 - 244.

69. JACOBSON S.
Sequence of myelinisation in the Brain of the Albino Rat
A. Cerebral cortex,thalamus and related structures.
J. Comp. Neurol. 1963 - 121 - 5.29.

70. JACQUOT J.M.
Communication Personnelle. 1975.

71. L.JAMI,FOURMENT A. CALVET J. et SCHERRER J.
Activité E.E.G. étudiée en transcorticographie et en dérivations monopolaires classiques.
Rev. Neurol. Paris 1965 - 113 - 251.252.

72. L.JAMI. FOURMENT A. CALVET J. et THIEFFRY.M.
Etude sur modèle des Méthodes de détection E.E.G.
Electroenceph. Chir. Neuro-Physiol. 1968 - 24 -130.145.

73. KARLI P.
Communication personnelle. 1972.

74. KAWAMURA K.
Cortico cortical fiber connections in the cat cerebrum
1) the temporal region
2) the parietal region
3) the occipital region
Brain Research 1973 - 51 - p.1.60.

75. KIMURA D.
Multiple responses of visual cortex of the Rat to photic stimulation.
E.E.G. and Clin. Neurophysiol. 1962 - 115 -121.

76. KRECH D. , ROSEWZWELY M.R. et BENNET E.L.
Effects of complex environment and blindness on rat brain.
Arch. Neurol. 1963 - 8 - 403.412.

77. KRIEG W J. S.
Connections of the cerebral cortex I the Albino Rat.
A/Topography of the cortical areas.
J. Comp. Neurol. 1946 - 84 - 221.275.
B/Structure of the cortical areas.
J. Comp. Neurol. 1946 - 84 - 237.323.

78. KRUGER L. and ALBE -FESSARD D.
Distribution of responses to somatic afferent stimuli in the diencephalon of the cat under chloralose anesthesia.
Exp. Neurol. 1960 - 2 - 442.467.

79. LAGET P. RIMBAULT J., LORTHOLARY O. et SALBREUX R.
Nouvelles données sur la maturation des Potentiels évoqués somesthésiques chez le nourrisson et l' enfant.
C.R. Soc. Biol. 1969 - 163 - 353.358.

80. LANDAU W. et BISHOP G.H.
Pain from dermal,periosteal and fascial endings and from inflammation.
Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago) 1953 - 69 - 490.504.

81. LASHLEY K.S.
Thalamo cortical connections in the rat's brain.
J. Comp. Neurol. 1941 - 75 - 67.122.

82. LASHLEY K.S.
In search of the Engram.
Symp. Soc. Exp. Biol. 1950 - 4 - 454.482.

83. LI C.L.,C. CULLEN and H.H. JASPER..
Laminar microélectrode studies of specific somatosensory cortical potentials.
J. Neurophysiol. 1956 - 19 - 111.130.

84. LIBOUBAN S. et OSWALDO-CRUZ E.
Quelques observations relatives aux activités évoquées et spontanées du cerveau du rat blanc.
J. Physiol. (Paris) 1958 - 50 - 380.383.

85. LIBOUBAN S., JUTIER P.
Mise en évidence chez le chat de réponses de type associatif dans la partie antérieure du gyrus supra marginal par stimulations naturelles ou électriques de la voie optique.
J. Physiol. (Paris) 1961 - 53 - 412.413.

86. G. LIBOUBAN. LETOUZE.
Etude électro physiologique des structures cérébrales du rat blanc.
Thèse Doctorat es. sciences. 1964 - 100p.

87. LORENTE de NO.R.
La corteza cerebral del Raton.
Trab. Lab. Investig. Biol. Madrid. 1922 - 20 - 41.
cité par WOOLSEY. 1967.

88. LORENTE de NO.R.
Architectetonics and structure of the cerebral cortex in J.F. FULTON (Ed.) Physiology of the Nervous System.
Oxford Univ. Press. London - 1938 - H - 291.327.

89. LUND R.D.
Uncrossed visual pathways of hooded and albino rat.
Science. 1965 - 149 - 1506.1507.

90. LUND R.D. et LUND J.S.
Synaptic adjustement after afferentation of the superior colliculus in the Rat.
Science. 1971 - 171 - 804.807.

91. LUND R.D. et LUND J.S.
Reorganization of the Retinotretal pathway in rats after Neonatal retinal lesions.
Exper. Neurol. 1973 - 40 - 377.320.

92. MALLECOURT J., EKHOLM J., VERLEY R. et SCHERRER J.
Evolution des activités évoquées somesthésiques chez les mammifères.
Rev. EEG. Neurophysiol. 1974 - 4 - 37.52.

93. MARES P., VITOVA Z.
Visual evoked cortical Potentials in adult Rats
Physiol. bohemoslov. 1972 - 21 -623.628.

94. MARES P. and VITOVA Z.
Development of cortical visual evoked potentials in the Rat.
Physiol. bohemoslov. 1973 - 22 - 469.476.

95. MARTY R.
Developpement post natal des réponses sensorielles du cortex cérébral chez le chat et le lapin.
Thèse de sciences. Masson, Paris - 1962 - 264p.

96. MAYERS K.S.,ROBERTSON R.T. , E.W. RUBEL and R.F. THOMSON.
Development of polysensory responses in association cortex of kitten
Science. 1971 - 171 - 1038.1040.

97. MEULDERS M.
Intégration centrale des afférences visuelles
J. Physiol. (Paris) 1970 - 62 - 61.109.

98. MOLLIVER M.E.
An ontogenetic study of evoked somesthetic cortical responses in the sheep. In C.G. BERNHARD and J.P. SCHADE (Eds.) ,Progress in Brain Research,
Vol. 26, Developmental Neurology, Elsevier, Amsterdam 1967- 78.90.

99. MOLLIVER M.E. et H. VAN der LOOS
The ontogenis of cortical circuity: The spatial distribution of synapses in somesthetic cortex of newborn dog.Ergebn. Anat.
Entwickl.-Gesch. 1970 - 42 - 1.54.

100. MOUNTCASTLE V.B.
Modality and topographic of single neurons of cat's somatic sensory cortex.
J. Neurophysiol. 1957 - 20 - 408.434.

101. MOUREK J.,HIMWICH W.A.,MYSLIVECEK J., and CALLISON D.A.
The rôle of the nutrition on the development of evoked cortical responses in rats.
Brain Research 1967 - 6 - 241. 251.

102. MYSLIVECEK J.
A propos des relations entre les réponses auditives et visuelles au niveau cortical du Rat.
J.Physiol.(Paris) 1970 - T 162 - 198.199.

103. NASTUK W.L. and HODGKIN A.L.
The electrical activity of single muscle fibers
J. cell. Comp.Physiol. 1950 - 35 - 39.74.

104. PASTERNAK J.F. and WOOLSEY T.A.
The number,size and spatial distribution of neurons in lamina IV of the mouse S m I. Neo cortex.
J. Comp. Neurol. 1975 - 160 - 291.306.

105. PATRIZI G. et MUNGER B.L.
The ultra structure and innervation of the rat vibrissae.
J. Comp. Neurol. 1966 - 126-423.435.

106. PAVLOV I.P.
Typologie et Pathologie de l' activité nerveuse supérieure traduit du Russe par N. BAUMSTEIN
1 vol. PUF. 1955 - 272p.

107. PERSSON H.
Development of somato sensory cortical functions.
Acta. Physiol. Scand. sup. 1973 - 394 - 64p.

108. PICKEWHAIN L. and KLINGBERG F.
Behavioural and Electro physiological changes during avoidance conditioning to light flashes in the rat.
EEG.Chir. Neurophysiol. -1965 - 18 - 464.476.

109. PINTO-HAMUY T., BROMILEY R.B. et WOOLSEY C.N.
Somatic afferent areas I and II of dog's cerebral cortex.
J. Neurophysiol. 1956 - 19 -485.499.

110. POGGIO G.F. and MOUNTCASTLE V.B.
A study of the functional contributions of the lemniscal and spinothalamic systems to somatic sensibility. Central Nervous mechanisms in pain.
Johns Hopk. Hosp. Bull. 1960 - 106 - 263.316.

111. PURPURA D.P.
Role of synaptic inhibition in synchronization of thalamocortical activity. In E.A. Asratyan (Ed.) Progress in Brain Research Vol. 22 Brain Reflexes
ELSEVIER, Amsterdam 1968 - 107- 122.

112. RAISMAN G.
Neuronal Plasticity in the septal Nuclei in the Adult Rat
Brain Research 1969 - 14 - 25.48.

113. ROSE M.
Histologische Localisation der Grosshirnrinde der Kleinen Säugetiere (Rodentia, Insectivora, Chiroptera.)
J. Physiol. Neurol. Lpz 1912 - 19 - 389.

114.ROSE M.
Cytoarchitektonischer Atlas der Grosshirnrinde der Maus.
J. Physiol. Neurol. (Lpz.) 1929 - 40 - 1.51.

115. ROSE J.E. et WOOLSEY C.N.
Organization of the Nammation thalamus and its relation ships to the cerebral cortex.
EEG. Clin. Neurophysiol. 1949 - 1 - 391.404.

116. ROSE G.H.
The development of visually evoked electrocortical responses in the rat.
Develop. Psychobiol. 1968 - 1 - 35.40.

117. ROSE G.H., GRUENAU S.P. and SPENCER J.W.
Maturation of visual electrocortical responses in unanesthetized kitten: effects of barbiturate anesthesia.
Electroencephal. Clin. Neurophysiol. 1972 - 33 - 141.158.

118. ROYCE G.J.
Neocortical architecture and functional localization in the nine banded armadillo (Dasypus novemcinctus)
Anat. Rec. 1973 - 175.431.

119. RUBEL E.W.
A comparison of somatotopic organization in sensory neocortex of newborn kitten and adult cats.
J. Comp. Neurol. 1971 - 143 - 447.480.

120. SALAS M. and SHAPIRO S.
Hormonal influences upon the maturation of the Rat Brain's Responsiveness to sensory stimulation.
Physiol. Behav. 1970 - 5 - 7.11.

121. SCHERRER J. et OECONOMOS D.
Réponses corticales somesthésiques du mammifère nouveau-né comparées à celles de l' animal adulte.
Etud. Néonatal. 1954 - 3 - 199.216.

122. SCHERRER J. and FOURMENT A.
Electrocortical effects of sensory Deprivation during development in Progress in Brain Research - vol. 9 - the developping brain.
W.A. Himwich and H.E. Himwich Ed. p103.112.

123. SCHERRER J.
Electrophysiological aspect of cortical development in ASRATYAN F.A. Progress in Brain research.
vol. 22 x 8. Elsevier edit. Amsterdam. 1967 - 480 . 489

124. SHALL W.S.
Notes on the psychic development of the young white Rat.
Amer J. Physiol. 1899. - 11 - 80.100.

125. STRAILE W.E.
Sensory hair follicles in mammalian skin the tylotrich follicle
Amer J. Anat. 1960 - 106 - 133.148.

126. SUMITOMO I,IDE I. and IWAMA K.
Conduction velocity of rat optic Nerve fibers.
Brain Research 1969 - 12 - 261.164.

127. SUMITOMO I., IWAMAKI K. and ARIKUNI T.
Conduction velocity of optic Nerve fibers innervating lateral geniculate body and superior colliculers in the Rat.
Exp. Neurol. 1969 - 25 - 378.392.

128. THAIRU B.C.
Post Natal changes in the somaesthetic evoked potentials in the albino Rat.
Nature. N.B. 1971 - 231 -30.31.

129. TILNEY F.
Behavior in relation to the development of the brain.
II. Correlation between the development of the brain and behavior in the albino Rat from embryonic states to maturity.
Bull. Neurol. Inst. N.Y. 1933 - 3 - 352.358.

130. VAN DER LOOS and Th. A. WOOLSEY.
Somato sensory cortex: structural Alterations following early injury to sense organs.
Science. 1973 - 179 - 395.398.

131. VALVERDE F.
Africal dendritic spines of the visual cortex and light deprivation in the mouse.
Exp. Brain Research 1967 - 3 -337.352.

132. VALVERDE F.
Structural changes in the area striata of the mouse after enucleation.
Exp. Brain Research 1968 - 5 - 274.292.

133. VERLEY R.
Relations de noyaux du thalamus dorsal avec le cortex cérébral et avec la périphérie au cours de l' ontogénèse.
J. Physiol. (Paris) 1967 - 59 - 525.

134. VERLEY R., GARMA L., SCHERRER J. (Paris)
"Conceptions récentes sur le développement du système nerveux des mammifères "
Ann. Psychol. 1969 - 2 - 455.490.

135. VERLEY R. and ROKYTA R.
Ontogénèse du potentiel évoqué cortical somesthésique chez le lapin nouveau-né.
Arch. Sci. Physiol. 1972 - 26 - 267.276.

136. VINCENT S.B.
The function of the vibrissae in the Behavior of the white Rat.
Behavior Monographs. 1912 - 1 - 1.81.

137. WATSON J.B
Animal education: an experimental study on the physical development of the white Rat, correlated with the growth of its nervous system.
Contrib. to Philosophy 1903 - 4 - 5.122.

138. WELKER C.
Microelectrode delineation of fine somatotopic organization of SMI cerebral neocortex in albino Rat.
Brain Research 1971 - 26 - 259.275.

139. WELKER C. et SINHA M.M.
Somatotopic organization of SMII cerebral neocortex in albinot Rat.
Brain Research 1972 - 37 - 132.136.

140. WELKER C. and WOOLSEY T.A.
Structure of Layer IV in the Somato sensory Neocortex of the Rat: Description and comparaison with the Mouse.
J. Comp. Neurol. 1974 - 158 - 437.454.

141. WELLER W.L.
Barrels in somatic sensory Neocortex of the marsupial Trichosurus vulpecula (brush.tailed possum)
Brain Research 1972 - 43 - 11.24.

142. WHITLOCK D.G. and PERL E.R.
Afferent projections through ventrolateral funiculi to thalamus of cat.
J. Neurophysiol. 1959 - 22 - 133.148.

143. WIESEL T.N. and HUBEL D.H.
Single all responses in striate cortex of kittens deprived of vision in one eye.
J. Neurophysiol. 1963 - 26 - 1003.1017.

144. WOOLSEY C.N. and FAIRMAN D.
Controlateral,ipsilateral ,and bilateral representation of cutaneous receptors in somatic areas I and II of the cerebral cortex of pig sheep and other mammals.
Surgery 1946 - 19 - 684.702.

145. WOOLSEY C.N.,CHANG MT ', and BARD P.
Distribution of cortical potentiels evoked by electical stimulation of dorsal roots in macaca mulata.
Fed. Proc. 1947 - 6 - 230.

146. WOOLSEY C.N. and LE MESSURIER D.H.
The pattern of cutaneous representation in the Rat's cerebral cortex.
Fed. Proc. 1948 - 7 - 137.138.

147. WOOLSEY C.N.
The biology of Neutral health and disease.
Hoeber. New-York. 1952 - 193.205.

148. WOOLSEY T.A.
Somato sensory, auditory and visual cortical areas of the Mouse.
Johns Hopk. Med.J. 1967 - 121 - 91.112.

149. WOOLSEY T.A et Van der LOOS H.
The structural organization ol LayerIV in the somato sensory region S.I.of mouse cerebral cortex the description of a cortical field composed of discrete cytoarchitectonic units.
Brain Research 1970 - 17 - 205.242.

150. ZUCKER E.K. and WELKER W.I.
Coding of somatic sensory input by vibrissae neurons in the Rat's trigeminal ganglion
Brain Research 1969 - 12 - 138.156.

Vu et permis d'imprimer

pour Le Président de l' Université Pierre et Marie CURIE

Le Vice-Président

P. BERTHAUX

Vu

Le Président de Thèse

Professeur J. SCHERRER

Vu

Le Directeur de l' U.E.R.

P. CASTAIGNE